

SÉRIE A, N° 718

N° D'ORDRE
1481

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

Henry CARDOT

AGRÉGÉ DES SCIENCES NATURELLES

1^{re} THÈSE. — LES ACTIONS POLAIRES DANS L'EXCITATION GALVANIQUE
DU NERF MOTEUR ET DU MUSCLE.

2^e THÈSE. — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

Soutenues le *16* décembre 1912 devant la Commission d'examen:

MM. DASTRE..... *Président.*

HAUG.....
MATRUCHOT.....
LAPICQUE..... } *Examineurs.*

PARIS

MASSON ET C^{ie}, ÉDITEURS

LIBRAIRES DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE

120, BOULEVARD SAINT-GERMAIN

1912

SÉRIE A, N° 718
N° D'ORDRE
1481

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

Henry CARDOT

AGRÉGÉ DES SCIENCES NATURELLES

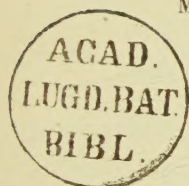
1^{re} THÈSE. — LES ACTIONS POLAIRES DANS L'EXCITATION GALVANIQUE
DU NERF MOTEUR ET DU MUSCLE.

2^e THÈSE. — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

Soutenues le *26 Jan* ~~décembre~~ 1912 devant la Commission d'examen:

MM. DASTRE..... *Président.*

HAUG.....	} <i>Examineurs.</i>
MATRUCHOT.....	
LAPICQUE.....	



PARIS

MASSON ET C^{ie}, ÉDITEURS

LIBRAIRES DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE

120, BOULEVARD SAINT-GERMAIN

1912

UNIVERSITÉ DE PARIS

FACULTÉ DES SCIENCES DE PARIS

MM.

Doyen.....	P. APPELL, <i>Professeur..</i>	Mécanique rationnelle.
Doyen honoraire.....	G. DARBOUX, —	Géométrie supérieure.
Professeurs honoraires..	Ch. WOLF. J. RIBAN.	
	LIPPMANN.....	Physique.
	BOUTY.....	Physique.
	BOUSSINESQ.....	Physique mathématique et calcul des probabilités.
	PICARD.....	Analyse supérieure et algèbre supérieure.
	Y. DELAGE.....	Zoologie, anatomie, phy- siologie comparée.
	Gaston BONNIER.....	Botanique.
	DASTRE.....	Physiologie.
	KOENIGS.....	Mécanique physique et ex- périmentale.
	VÉLAIN.....	Géographie physique.
	GOURSAT.....	Calcul différentiel et cal- cul intégral.
	HALLER.....	Chimie organique.
	JOANNIS.....	Chimie (Enseign ^t P. C. N.).
	JANET.....	Physique.
	WALLERANT.....	Minéralogie.
	ANDOYER.....	Astronomie physique.
	PAINLEVÉ.....	Mathématiques générales.
	HAUG.....	Géologie.
	HOUSSAY.....	Zoologie.
	H. LE CHATELIER.....	Chimie.
	G. BERTRAND.....	Chimie biologique.
	M ^{me} P. CURIE.....	Physique générale.
	CAULLERY.....	Zoologie (Evolution des êtres organisés).
	C. CHABRIÉ.....	Chimie appliquée.
	G. URBAIN.....	Chimie.
	Emile BOREL.....	Théorie des fonctions.
	MARCHIS.....	Aviation.
	J. PERRIN.....	Chimie physique.
	G. PRUVOT.....	Zoologie, anatomie, physio- logie comparée.
	MATRUCHOT.....	Botanique.
	ABRAHAM.....	Physique.
	CARTAN.....	Calcul différentiel et calcul intégral.
	N.....	Application de l'analyse à la géométrie.
	N.....	Astronomie mathématique et mécanique céleste.
	N.....	Histologie.
	PUISEUX.....	Mécanique et astronomie.
	LEDUC.....	Physique.
	MICHEL.....	Minéralogie.
	HEROUARD.....	Zoologie.
	L. BERTRAND.....	Géologie.
	R. PERRIER.....	Zoologie (Enseign ^t P. C. N.).
	MOLLIARD.....	Physiologie végétale.
	COTTON.....	Physique.
	LESPIEAU.....	Chimie.
	GENTIL.....	Pétrographie.
	SAGNAC.....	Physique (Enseign ^t P. C. N.).
	PÉREZ.....	Zoologie (Evolution des êtres organisés).
Professeurs.....		
Professeurs-adjoints..		
Secrétaire.....	D. TOMBECK.	

A MES MAITRES

M. A. DASTRE

MEMBRE DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES
PROFESSEUR A LA FACULTÉ DES SCIENCES

M. L. LAPICQUE

PROFESSEUR AU MUSÉUM D'HISTOIRE NATURELLE

Hommage de profonde reconnaissance.



Digitized by the Internet Archive
in 2026

LES ACTIONS POLAIRES DANS L'EXCITATION GALVANIQUE DU NERF MOTEUR ET DU MUSCLE

Par **Henry CARDOT**

AGRÉGÉ DES SCIENCES NATURELLES

INTRODUCTION.

De toutes les questions qui se posent à propos de l'excitation électrique des tissus, il en est peu qui aient été abordées aussi anciennement que celle de savoir quel était le rôle de chacun des deux pôles du courant dans la mise en jeu du processus d'excitation ; peu aussi sont restées, jusqu'à ce jour, plus vagues, plus incertaines. Il est vrai que, dès 1859, Pflüger paraît avoir eu une conception très simple, très schématique des phénomènes polaires ; mais d'autres physiologistes ont apporté, dans la suite, des documents qui semblaient restreindre singulièrement la portée de sa loi d'excitation. Aussi, dans ce domaine des connaissances électrophysiologiques, à la clarté initiale s'est substituée la plus fâcheuse confusion.

En exprimant que le nerf n'était excité électriquement que par l'apparition du catélectrotonus et la disparition de l'anélectrotonus, Pflüger rapportait l'excitation de fermeture au pôle négatif, celle d'ouverture au positif.

Sans doute, la connaissance plus précise des phénomènes physico-chimiques qui s'accomplissent dans un conducteur électrolytique parcouru par un courant, spécialement celle de la polarisation des membranes dont Nernst a indiqué le rôle dans l'excitation, devait-elle faire considérer cette théorie comme une première approximation et la relation de causalité établie entre l'électrotonus physiologique et l'excitation

comme sujette à révision. Il semble, en particulier, qu'il s'agit, dans l'électrotonus d'une part, dans l'excitation de l'autre, de processus se développant avec des vitesses différentes. Il ne s'ensuit pas, en revanche, que la localisation des excitations de fermeture et d'ouverture ne soit pas conforme à l'énoncé du physiologiste allemand. Il semble, au contraire, que la théorie de Pflüger conserve, à ce point de vue, toute sa valeur et que l'excitation ne se produise effectivement que là où apparaît le catélectrotonus et là où disparaît l'anélectrotonus.

Pourtant, un certain nombre d'observations ont paru être de nature à retirer à l'idée précédente une part importante de sa valeur et de sa généralité. Telles sont les constatations faites sur les tissus pathologiques dégénérés, pour lesquels l'excitation de fermeture semble souvent être liée à l'action du pôle positif, celle d'ouverture à l'action du pôle négatif. Même sur les nerfs et les muscles normaux, il a paru possible de mettre en évidence une excitation de fermeture à l'anode, une excitation d'ouverture à la cathode, et certains physiologistes ont été jusqu'à soutenir que l'excitation n'était pas un processus polaire, mais pouvait se produire sur toute la longueur du segment parcouru par le courant. La théorie de Pflüger perdait ainsi toute signification.

C'est avec la notion qu'il existait des excitations de fermeture à l'anode, d'ouverture à la cathode, avec l'idée que les actions des deux pôles pouvaient réellement s'interchanger, que j'ai entrepris des expériences pour déterminer quelles étaient les conditions du phénomène d'inversion de la loi polaire et pour chercher par quel mécanisme il pouvait être expliqué. On verra, par la lecture de cette exposé, que je termine mon étude avec une conception singulièrement différente de la précédente.

Ce travail a été commencé en 1909 dans le laboratoire de physiologie générale de la Sorbonne, et poursuivi, à partir de 1911, dans celui du Muséum d'Histoire naturelle. Durant toute cette période, j'ai eu la bonne fortune de travailler sous la direction de Monsieur L. Lapicque. Je dois à ce maître plus que les conseils éclairés qui m'ont guidé au cours de mes recherches, et ce m'est une joie de le remercier des précieux témoignages

d'amitié qu'il m'a prodigués et de l'assurer de mon profond dévouement.

Je dois beaucoup également à Monsieur le Professeur Dastre, dont l'enseignement a contribué à m'orienter vers les recherches de physiologie expérimentale et qui m'a donné, à maintes reprises, les marques d'un bienveillant intérêt. Qu'il me permette de lui exprimer respectueusement mes sentiments de gratitude.

A Monsieur le Professeur L. Joubin, dans le laboratoire duquel j'ai travaillé comme boursier de doctorat au Muséum, j'adresse l'expression de ma vive reconnaissance pour l'intérêt qu'il n'a cessé de me témoigner au cours de mes études.

A l'exception de celles relatées dans le chapitre de l'excitation du muscle et de celles ayant pour but la localisation de l'excitation de fermeture et l'inversion de la loi polaire par l'acide carbonique, toutes les recherches exposées dans les pages suivantes ont été faites en commun avec Monsieur Henri Laugier et lui appartiennent autant qu'à moi. C'est avec un plaisir très vif que j'évoque ici notre étroite et amicale collaboration.

Au début de cette thèse, je ne saurais passer sous silence tout ce que je dois, comme biologiste, à mon père qui a su, plus que tout autre maître, éveiller en moi la curiosité des choses de la nature et me guider dans leur observation.

CHAPITRE PREMIER

LOCALISATION DES EXCITATIONS SUR LE NERF NORMAL

POSITION DE LA QUESTION

L'excitation électrique d'un tissu, nerf ou muscle, est dite couramment *bipolaire*, lorsque les deux électrodes excitantes sont telles que leurs surfaces de contact avec le tissu considéré soient aussi égales que possible. Dans un tel dispositif, le courant entre dans le conducteur électrolytique qu'est le nerf ou le muscle, et en sort, par deux surfaces identiques; il possède donc, à l'entrée et à la sortie, la même densité, c'est-à-dire la même intensité par unité de surface, et c'est

cette densité, et non la valeur absolue de l'intensité, qu'il importe de considérer dans l'excitation électrique.

On fait, par exemple, de l'excitation bipolaire lorsqu'on pose deux électrodes identiques, métalliques ou liquides, sur

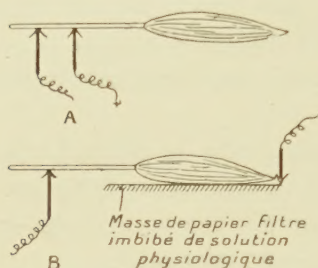


Fig. 1. — A, dispositif schématique d'excitation bipolaire. — B, dispositif schématique d'excitation monopolaire.

un sciatique de grenouille mis à nu (fig. 1, A). On en fait encore en pratiquant l'excitation du nerf au travers de la peau par deux électrodes semblables placées en deux points différents, mais toutes deux au niveau du trajet du tronc nerveux; seulement, dans ce second cas, le courant aborde le nerf et le quitte avec des densités bien moindres que dans le premier, en supposant l'intensité

constante, et l'effet de l'excitation en est considérablement diminué.

Dans les conditions d'excitation bipolaire, il est admis, sans contestation, que l'excitation qui naît à la fermeture du courant galvanique a son point de départ à l'électrode négative; celle qui se produit à l'ouverture part, au contraire, de l'anode (1). Pflüger, reliant cette notion à celle de l'électrotonus physiologique, a énoncé que le nerf est excité par le développement des modifications catélectrotoniques et par la disparition des modifications anélectrotoniques. Il y a donc, d'après cette conception, une localisation polaire de l'excitation et le fait énoncé par Pflüger n'a pas tardé à être solidement établi par l'expérience. Von Bezold (2) a excité un segment nerveux assez long par le courant galvanique et a mesuré le temps perdu qui sépare la fermeture du courant du début de la contraction musculaire; il a constaté que ce temps est plus grand en courant ascendant qu'en descendant, c'est-à-dire lorsque la

(1) PFLÜGER. — *Untersuchungen über die Physiologie des Electrotonus*, Berlin, 1859.

CHAUVEAU. — *Journ. de la physiologie*, 1859, p. 490, 533, et 1860, p. 52, 274, 458, 534.

(2) VON BEZOLD. — *Allgemein. Med. Centralzeitung*, 1859, n° 25; *Monatsberichte der Berliner Academie*, 1860, p. 736; *Untersuchungen über die electrische Erregung der Nerven und Muskeln*, Leipzig, 1861, p. 266.

cathode est plus éloignée du muscle. Inversement, en faisant la même détermination pour la secousse d'ouverture, il a trouvé le temps perdu plus considérable pour le courant descendant que pour l'ascendant. La différence des temps perdus, selon le sens du courant, doit correspondre au temps employé par l'influx nerveux pour parcourir le segment interpolaire, et confirme entièrement l'idée que l'excitation de fermeture a lieu à la cathode, celle d'ouverture à l'anode. D'ailleurs Pflüger lui-même avait apporté une preuve en ce qui concerne l'excitation d'ouverture. Dans certaines circonstances, l'ouverture du courant galvanique provoque une réponse tétanique et durable du muscle (tétanos de Ritter). Or il a constaté, ayant obtenu ce tétanos en courant descendant, qu'il le faisait disparaître immédiatement en sectionnant le nerf entre les électrodes. Au contraire, en courant ascendant, la section du segment interpolaire ne produisait aucun effet. C'est donc seulement quand la région anodique est physiologiquement séparée du reste de la préparation que disparaît le tétanos. A vrai dire, cette démonstration n'a pas la même précision que celle relative aux temps perdus, car elle homologue une manifestation durable, telle que le tétanos de Ritter, à la secousse normale d'ouverture. Dans tous les cas, par les résultats acquis sur la localisation polaire de l'excitation et en faisant intervenir les variations de conductibilité dans les régions anélectrotonisées, Pflüger a pu, comme on le verra dans le chapitre suivant, rendre compte des réactions de l'appareil neuro-musculaire vis-à-vis de l'excitation galvanique aux diverses intensités.

A l'inverse du dispositif qui vient d'être étudié, l'excitation peut être amenée au nerf par deux électrodes très inégales : l'une, *électrode différenciée*, en contact avec lui par une petite surface, l'autre, *électrode diffuse*, par une surface très large. Dans ce cas, à la première électrode correspond une forte densité du courant, à la seconde une densité très faible; l'efficacité de la première, au point de vue de l'excitation, sera donc considérable vis-à-vis de celle de la seconde, et on exprime généralement ce fait en disant que l'excitation est *monopolaire*, terme qui implique la supposition, qu'il faudra discuter, que

seule l'électrode à forte densité est active dans l'excitation, l'autre étant complètement indifférente et inactive.

On fait de l'excitation monopolaire sur l'homme en plaçant une large électrode dans une partie quelconque du corps, par exemple dans la région dorsale, et une électrode à petite surface sur le trajet d'un nerf ou sur le point moteur d'un muscle, c'est-à-dire à l'endroit où le tronc nerveux aborde la masse musculaire. On réalise encore des conditions classiques d'excitation monopolaire, lorsque, ayant disséqué un train postérieur de grenouille, on place une électrode différenciée sur la racine du sciatique droit et une autre sur celle du sciatique gauche (fig. 9). Dans ces conditions, en effet, chaque nerf possède deux électrodes : l'une, à forte densité, au niveau de l'électrode instrumentale; l'autre, à densité beaucoup plus faible, au contact du nerf et de la masse musculaire. Enfin, quand on place une électrode de petites dimensions sur chacun des deux nerfs faciaux de l'homme, ceux-ci sont excités de façon unipolaire, l'un par la cathode, l'autre par l'anode.

Les résultats de cette méthode, imaginée par les électrothérapeutes allemands Baierlacher (1) et Brenner (2), et indépendamment d'eux, en France, par Chauveau, ont été interprétés de deux façons différentes.

« La méthode unipolaire d'excitation du nerf employée par moi, dit Baierlacher, me permet d'observer séparément l'action de chaque pôle sur le nerf »; et plus loin : « Avec le pôle négatif sur le nerf, la contraction de fermeture était forte, celle d'ouverture absente ou très faible; inversement, avec le pôle positif, la contraction de fermeture était absente ou très faible, celle d'ouverture forte. »

D'autre part, Pflüger (3) et presque en même temps que lui Brenner (4) étaient arrivés à la conception que la contraction de fermeture dépend du pôle négatif, celle d'ouverture du pôle

(1) BAIERLACHER. — *Zeitschrift für ration. Medicin*, 3^e série, V, 1859.

(2) BRENNER. — *St-Petersburger medicinische Zeitschrift*, III, 1862; *Untersuchungen und Beobachtungen auf dem Gebiet der Elektrotherapie*, Leipzig, 1868-1869.

(3) PFLÜGER. — *Loc. cit.*

(4) BRENNER. — *Loc. cit.*

positif; le processus d'excitation se trouvait ainsi directement lié aux modifications électrotoniques. On pouvait, par suite, envisager l'excitation monopolaire comme réalisant des modifications anélectrotoniques en l'absence de catélectrotonus ou inversement; l'anélectrotonus pur est obtenu avec un pôle positif différencié au maximum et l'on obtient l'excitation d'ouverture en l'absence de celle de fermeture; au contraire, avec un pôle négatif différencié, il doit se produire un catélectrotonus pur, c'est-à-dire excitation de fermeture sans excitation d'ouverture.

Mais beaucoup d'auteurs, se basant d'ailleurs sur les faits expérimentaux, ont soutenu que l'excitation strictement monopolaire était une conception purement théorique et que, dans la pratique, il était impossible d'éliminer complètement l'activité d'un des pôles. Telle était bien, d'ailleurs, la conception que Brenner (1) lui-même avait exprimée en faisant remarquer que « dans la région de l'électrode différenciée se manifestent également, à un degré plus faible, les actions relatives à l'autre électrode ». Hermann (2) s'était élevé également contre l'idée de l'excitation monopolaire stricte, et par suite contre celle de l'électrotonus unipolaire, c'est-à-dire de la production d'anélectrotonus sans catélectrotonus et réciproquement, qu'avaient soutenue Morat et Toussaint (3).

« C'est aussi une erreur, dit-il, de croire que l'on puisse obtenir de l'électrotonus unipolaire, en ne plaçant qu'une électrode sur le nerf et l'autre en une région quelconque du corps, loin de la première. »

C'est que l'expérience montre, en effet, qu'en prenant, par exemple, une anode différenciée, on observe toujours, à côté de la secousse d'ouverture (POS des électrothérapeutes), une excitation de fermeture (PFS); de même, une cathode différenciée donne toujours, outre la secousse de fermeture (NFS), une contraction à l'ouverture (NOS) pour des courants suffisamment intenses. De Watteville (4), en discutant les condi-

(1) BRENNER. — *Loc. cit.*, p. 78.

(2) L. HERMANN. — *Handbuch der Physiologie*, Leipzig, 1879, 1^{re} partie, p. 46 et 62.

(3) MORAT et TOUSSAINT. — *Académie des Sciences*, LXXXIV, 1877, p. 503.

(4) DE WATTEVILLE. — *Brain*, III, 1881, p. 40.

tions de l'excitation monopolaire, s'exprime à ce sujet de la façon suivante :

« Presque toujours, quelle que soit la position de l'électrode différenciée positive, on obtient PFS > POS : c'est une preuve que la cathode physiologique a la prépondérance sur l'anode, que le catélectrotonus prédomine sur l'anélectrotonus. »

Erb (1) développe également des considérations identiques aux précédentes, à propos de l'excitation monopolaire : « Si le courant pénètre quelque part, dit-il si, par conséquent, l'anode se trouve sur un point du nerf, il faut qu'il ressorte à quelque autre place et peut-être en plusieurs points, il doit nécessairement y avoir une cathode, et ce seront uniquement les différentes densités de ces fils du courant de sortie qui détermineront l'efficacité et la forme de ce deuxième pôle virtuel. »

« Nous devons donc nous attendre, dans toutes les circonstances, à trouver, dans cette méthode d'application, à côté de l'action du pôle directement appliqué, encore une autre action — il est vrai très affaiblie — du pôle opposé, et c'est là effectivement ce qui se passe, comme vous allez l'entendre. Nous obtenons toujours, à côté de l'action de fermeture de la cathode employée pour l'expérimentation, une faible action d'ouverture des anodes virtuelles, et, à côté de l'action d'ouverture de l'anode, chaque fois aussi, une action de fermeture des cathodes virtuelles. »

Cette conception, qui concorde parfaitement avec la théorie de Pflüger, semble bien être celle de la majorité des électrophysiologistes et électrothérapeutes allemands. Mais, à côté d'elle, s'en est développée une autre qui paraît avoir surtout trouvé crédit auprès des électrophysiologistes et électrothérapeutes français. Elle admet que l'électrode à forte densité, électrode nerveuse, est seule active au point de vue de l'excitation : l'électrode diffuse est complètement inactive et indifférente. Quelque soit le signe de l'électrode nerveuse, c'est toujours elle qui est le siège de l'excitation : quand elle est négative, on obtient une excitation de fermeture cathodique (f —, NFS ; quand elle est positive, on obtient une excitation de fermeture anodique (f +, PFS). On voit la différence essentielle qui séparerait alors la

(1) ERB. — *Traité d'électrothérapie* (trad. française par A. Rueff, 1884, p. 73).

méthode bipolaire de la méthode unipolaire, et l'intérêt spécial qui s'attacherait à cette dernière : elle permettrait de caractériser, pour chaque tissu, une excitabilité cathodique et une excitabilité anodique, tant pour les excitations de fermeture que pour celles d'ouverture, et de décrire des différences de réaction aux deux excitations polaires, positive et négative.

C'est aux travaux fondamentaux de Chauveau (1) qu'il faut se reporter pour trouver l'origine de cette seconde conception. Cet éminent physiologiste s'exprime ainsi :

« J'appelle *excitation unipolaire* l'action locale exercée par les courants électriques sur les nerfs au point d'application d'une électrode, quand cette électrode est seule en contact, immédiat ou médiat, avec le nerf conservé en place dans ses rapports normaux, et ne peut guère agir efficacement qu'au point de contact lui-même, à cause de la grande diffusion qui, au delà, disperse immédiatement le courant dans toutes les directions. »

Et plus loin, à propos du dispositif exposé plus haut (excitation, par deux électrodes à forte densité, des nerfs faciaux, il ajoute :

« Ce mode d'excitation diffère absolument du mode usuel et produit des effets tout autres. Les conditions du premier sont beaucoup plus simples que celles du second. Dans celui-ci, le nerf forme un conducteur *isolé*, en contact à la fois avec les deux pôles du circuit. Il subit donc l'influence simultanée de ces deux pôles, aux points d'application des électrodes ; de plus, tous les points de la partie du nerf comprise entre ces électrodes, et même les deux régions juxtapolaires, éprouvent l'action d'un courant, ascendant ou descendant, dans un état de densité qui ne le cède en rien à celui que le courant présente au niveau des points d'application des pôles. Avec l'excitation unipolaire, au contraire, non seulement les deux influences polaires sont complètement séparées, mais elles ne peuvent s'exercer qu'en une région très circonscrite du nerf, dans le point même qui répond à l'électrode, et dans une zone périphérique extrêmement étroite, puisque c'est là seulement que le courant se trouve assez condensé pour agir efficacement. »

(1) CHAUXEAU. — *Académie des sciences*, 1875, LXV, p. 779, 825, 1039.

Cette interprétation, qui aboutit en somme à nier l'activité des pôles accessoires et à admettre l'existence de deux excitations de fermeture (l'une à l'anode, l'autre à la cathode) et de deux excitations d'ouverture, semble avoir été adoptée sans difficulté en France par ceux qui se sont occupés d'excitation unipolaire : MORAT et TOUSSAINT (1), BOUDET (2), COURTADE (3), CHARBONNEL-SALLE (4) et par la majorité des électrothérapeutes. Elle a été également développée dans un récent ouvrage allemand : REISS (5) reprend en effet à son compte la conception de CHAUX : mais, dans la bibliographie étendue qui accompagne son travail, il omet de citer, ignorance apparente ou réelle, les travaux du physiologiste français. C'est surtout dans le mémoire de Charbonnel-Salle que l'on trouve clairement expliquée la divergence qui existe entre la théorie de Pflüger et la conception de Chauveau :

« Tandis que M. Chauveau, dans le mémoire que nous avons souvent cité, déterminait le mode d'action spécifique des deux pôles des courants continus ou instantanés, Pflüger, observant de son côté les mêmes faits, établissait un rapprochement entre les phénomènes d'excitation et les manifestations électrotoniques. Il admettait que la naissance et la disparition des deux états de catélectrotonus et d'anélectrotonus, produits respectivement au pôle négatif et au pôle positif, étaient la cause essentielle de l'irritation nerveuse, et résumait sa doctrine par cet énoncé bien connu...

« Cette loi (de Pflüger), admise comme une vérité démontrée par tous les physiologistes allemands, n'est en réalité qu'une hypothèse, fort séduisante à la vérité, fondée sur la concordance remarquable qui se révèle lorsqu'on étudie parallèlement l'action excitatrice et l'action électrotonisante des deux pôles du courant. Mais, pour être légitime, cette hypothèse devrait s'appliquer également à tous les faits connus : elle devrait em-

(1) MORAT et TOUSSAINT. — *Académie des sciences*, LXXXIV, 1877, p. 503.

(2) BOUDET, de Paris. — *Électricité médicale*, Paris, Doin, 1885, p. 66.

(3) COURTADE. — *Archives de physiologie*, 1890.

(4) CHARBONNEL-SALLE. — *Biblioth. Ecole Hautes-Études, sect. des Sc. nat.*, XXIV.

(5) E. REISS. — *Die elektrische Entartungsreaktion*, Berlin, J. Springer, 1911.

brasser dans une explication commune l'ensemble des phénomènes d'excitation électrique. Or, une série de faits bien établis échappe à la loi de Pflüger : nous voulons parler des résultats de l'excitation unipolaire mis en lumière par M. Chauveau...

« Ces phénomènes se manifestent avec une telle netteté qu'il nous est impossible de les considérer avec Hermann comme le résultat d'une diffusion irrégulière et variable du courant n'affectant aucune direction déterminée. La constance et la régularité des effets observés révèle certainement une différence dans le mode d'action des deux pôles. Si donc on veut adapter aux faits d'excitation unipolaire la doctrine de l'électrotonus, il est nécessaire de faire subir à la formule classique une profonde modification : au catélectrotonus et à l'anélectrotonus, il faudrait substituer l'électrotonus convergent ou divergent, suivant que le pôle négatif ou le pôle positif est en contact avec le nerf (1). Le premier posséderait la priorité excitatrice avec les intensités faibles. »

Je n'ai pas hésité à placer ici cette citation un peu longue, parce qu'elle marque bien l'antagonisme des deux conceptions qui vont être critiquées expérimentalement et qui, il faut le reconnaître, ne reposent, l'une et l'autre, que sur des considérations assez vagues, faites *a priori* sur la densité du courant, la distribution des lignes de force du champ à l'intérieur des tissus. D'après l'exposé précédent, on voit que la seconde d'entre elles renferme les deux hypothèses suivantes :

1° Contrairement à ce que l'on observe en bipolaire, les excitations de fermeture peuvent se produire, en monopolaire, à l'anode et à la cathode, de même que celles d'ouverture.

2° La diminution de la densité du courant à l'électrode diffuse suffit à la rendre inactive dans tous les cas.

Au point de vue de l'analyse expérimentale, la justification de ces hypothèses ne serait faite que par la démonstration des deux propositions suivantes :

1° Que l'électrode nerveuse différenciée soit positive ou négative, c'est toujours elle qui est le siège de toute excitation de fermeture ou d'ouverture.

(1) Voy. à ce sujet : MORAT et TOUSSAINT. — *Loc. cit.*

2° Que l'électrode diffuse soit positive ou négative, elle n'est jamais le siège d'aucune excitation.

Pour la commodité de l'étude, nous allons examiner successivement les excitations de fermeture et les excitations d'ouverture.

RECHERCHES PERSONNELLES

A. — LOCALISATION DES EXCITATIONS DE FERMETURE (1).

Technique. — La question qui se pose est la suivante : il faut trouver un procédé qui permette de déterminer quel est, dans les conditions de l'excitation monopolaire, le point où les excitations de fermeture prennent naissance. Nous avons pensé qu'il serait possible de faire cette localisation en modifiant, d'une façon connue, l'excitabilité du tissu au niveau de l'une des électrodes. Par exemple, admettons un instant que la dernière conception exposée soit exacte et que l'électrode différenciée soit toujours, positive ou négative, le siège de l'excitation de fermeture; si l'on détermine, uniquement à son niveau, une modification de l'excitabilité du nerf, on doit évidemment faire varier les caractéristiques de l'excitabilité, qu'elles soient déterminées avec l'électrode différenciée positive ou qu'elles le soient avec cette dernière négative. Au contraire, une modification de l'excitabilité localisée en dehors de la région de cette électrode ne devra produire aucune variation des caractéristiques de l'excitabilité, puisque l'excitation, en supposant l'hypothèse juste, se sera produite en dehors de la région modifiée.

Comme caractéristiques physiologiques de l'excitabilité, on peut utiliser la valeur de l'intensité qui donne le seuil pour des passages de courants à fermeture brusque, d'une durée pratiquement infinie. Dans de nombreux travaux, l'évolution de l'excitabilité d'un tissu a pu être suivie par la mesure de ce seuil fondamental ou *rhéobase* (L. Lapicque). Toutefois, cette

(1) H. CARDOT et H. LAUGIER. — *Académie des sciences*, CLIV, 1912, p. 373; *Soc. de biologie*, 2 et 9 mars 1912; *Bull. officiel Soc. française d'électrothérapie et de radiologie*, février 1912; *Bull. Muséum d'histoire naturelle*, 1912; *Journ. de Physiol. et de Path. gén.*, mai 1912.

notion de hauteur de seuil est extrêmement contingente; on sait, en particulier, que le seuil varie avec la densité du courant, c'est-à-dire qu'il dépend de la surface de contact du nerf et des électrodes, et ce n'est qu'en s'entourant de grandes précautions qu'on peut affirmer qu'une variation du seuil correspond à une réelle modification de l'excitabilité, et non à un simple changement du contact du nerf et des électrodes (1). Heureusement, il est un autre paramètre de l'excitabilité qui se montre, dans une très large mesure, indépendant des contingences expérimentales: c'est la *vitesse d'excitabilité*. Cette notion est une acquisition récente, rendue possible par les travaux électrophysiologiques de ces dix dernières années: pressentie par von Kries (2), Waller (3), Weiss (4), sous des formes diverses, elle a été étudiée, analysée et précisée par L. et M. Lapique (5) et Keith Lucas (6). Elle se présente comme très largement indépendante des conditions d'application du courant et se mesure expérimentalement d'une façon simple.

En cherchant la relation qui relie la quantité d'électricité Q , nécessaire pour obtenir le seuil, à la durée du passage t , G. Weiss (4), dans le cas du courant constant, Hoorweg (7), dans le cas de décharges de condensateurs, sont arrivés à la loi approchée:

$$Q = a + bt,$$

dans laquelle a et b sont deux constantes, mais deux constantes qui varient avec les conditions expérimentales, et qui seront par suite différentes d'une expérience à l'autre. Toutefois, en déterminant cette formule pour un même tissu, dans diverses conditions expérimentales, on constate, avec L. et M. Lapique, que, si les valeurs obtenues pour a et b varient, leur rapport, en revanche, reste constant, à condition que la préparation

(1) H. LAUGIER. — *Journ. de Physiol. et de Path. gén.*, janvier 1910, p. 31.

(2) VON KRIES. — *Arch. f. Anat. und Physiol.*, 1884, p. 337.

(3) A. WALLER. — *Proceedings Royal Society*, 1899, LXV, p. 207, 214.

(4) G. WEISS. — *Archives italiennes de Biologie*, 1901.

(5) M. et L. LAPIQUE. — *Académie des sciences*, 11 mai 1903, 20 mars 1905; *Soc. de biologie*, 4 avril et 25 juillet 1903, 18 mars 1905, 25 mai et 9 juin 1906, 24 juillet 1909.

(6) L. LAPIQUE. — *Revue gén. des sciences*, 15 février 1910.

(7) K. LUCAS. — *Journ. of Physiol.*, XXXIV, 1906, p. 372; XXXV, 1906, p. 103 et 320; 1907, p. 113; 1908, p. 458; 1910, 8 mars.

(7) HOORWEG. — *Arch. de Physiol.*, 1898.

soit placée, durant les déterminations, dans des conditions telles que son excitabilité soit stable. Ces deux auteurs sont donc arrivés à cette notion que le rapport $\frac{a}{b}$ a une valeur constante pour un tissu donné.

Dans la formule

$$Q = a + bt$$

les deux termes de la somme qui constitue le second membre doivent forcément représenter chacun une quantité : a est donc une quantité et b le quotient d'une quantité par un temps, c'est-à-dire une intensité. On voit d'ailleurs immédiatement, la formule pouvant s'écrire identiquement

$$it = a + bt$$

ou

$$i = \frac{a}{t} + b,$$

que b est l'intensité liminaire pour t infini : c'est donc le seuil fondamental ou rhéobase dont il a été question plus haut.

Par conséquent, le rapport $\frac{a}{b}$, quotient d'une quantité par une intensité, représente un temps, désigné par Lapicque du nom de *chronaxie*. Ce temps τ , inverse de la vitesse d'excitabilité, caractérise le tissu étudié, et représente le second paramètre délimitant l'excitabilité. La formule de Weiss en effet peut se transformer de la façon suivante :

$$i = b \left(\frac{\tau}{t} + 1 \right)$$

ou

$$i = b \left(\frac{\tau}{t} + 1 \right);$$

où ne figurent plus que les deux paramètres, rhéobase et chronaxie.

La mesure de cette dernière, qui nécessitait d'abord la détermination de la loi

$$Q = a + bt,$$

a pu être considérablement simplifiée. L. et M. Lapicque (1)

(1) M. et L. LAPICQUE. — *Soc. de biologie*, 7 mai 1910.

ont, en effet, montré que la décharge de condensateur qui atteint le seuil sous un voltage de charge double du voltage rhéobasique donne la chronaxie en temps absolu, si l'on multiplie sa constante de temps RC par le facteur constant 0,37. Si l'on ne recherche pas une détermination de la chronaxie en valeur absolue, mais si l'on veut seulement suivre ses variations au cours d'une expérience, on peut se contenter de déterminer la capacité C en question, à condition que la résistance reste invariable pendant la durée de l'expérience. Pratiquement, dans toutes nos déterminations, la chronaxie est ainsi exprimée en farad. 10^{-8} . Ceci implique une constance de la résistance qui peut être réalisée par le procédé indiqué par Lapique (1), et qui consiste à shunter la préparation entre les électrodes à l'aide d'une résistance faible vis-à-vis de la résistance du tissu. Dans ces conditions une variation de cette dernière ne modifie pas, pratiquement, la résistance totale du circuit de décharge, et par suite, la constante de temps, déterminée comme il vient d'être dit, est rendue indépendante de la résistance de la préparation.

Comme technique générale d'excitation, nous avons utilisé le montage habituellement employé dans le cas des décharges de condensateurs (fig. 2). Des condensateurs donnant le farad. 10^{-8} peuvent être chargés à un potentiel variable, gradué par un réducteur ; ils se déchargent ensuite

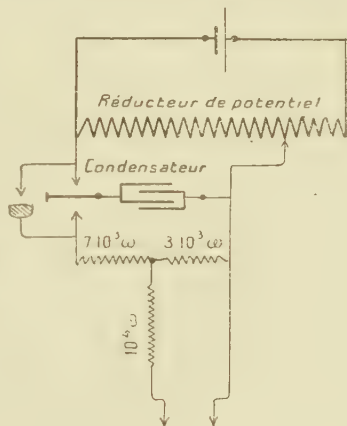


Fig. 2. — Dispositif expérimental.

sur le circuit d'excitation contenant 10000ω de résistance, dont 3000 shuntent la préparation : une résistance de 10000ω environ est placée en série avec le tissu. Le seuil pour les décharges de condensateurs est déterminé en prenant successivement, pour un voltage déterminé, des capacités croissant par centième de microfarad. Dans les tableaux expérimentaux, on marque que la chronaxie, exprimée en cen-

(1) L. LAPICQUE. — *Journ. de Physiol. et de Path. gén.*, janvier 1911.

tièmes de microfarad, est comprise entre la capacité qui a donné la première réponse et celle immédiatement précédente qui est restée inefficace. Un contact à mercure, reliant les deux pôles extrêmes de la clef à double contact qui fait la charge et la décharge, permet de déterminer la rhéobase ou, à résistance constante, le voltage rhéobasique, pour un courant à début brusque, de durée pratiquement infinie, traversant le tissu dans le sens même suivant lequel passeront les décharges de condensateurs.

Les électrodes sont des électrodes impolarisables de Lapique (1) (Ag, AgCl, solution physiologique, vérifiées égales au galvanomètre, avant les expériences. L'une de ces électrodes, terminée par un pinceau de coton imbibé de solution physiologique, touche le nerf sciatique disséqué de la région lombaire au muscle gastrocnémien et isolé des centres par section par une surface de contact aussi petite que possible; cette électrode nerveuse est l'électrode différenciée; l'autre électrode instrumentale touche la masse musculaire, ou plonge dans la solution qui la baigne, de sorte que la seconde électrode physiologique du nerf est une électrode diffuse (fig. 1, B).

Pour modifier localement l'excitabilité d'une façon ménagée, connue et réversible, nous avons usé dans une première série d'expériences, de la chaleur, et dans une seconde, de l'anhydride carbonique.

1° *Localisation par variations de température.* — On sait par les travaux de M. et L. Lapique (2), de Keith Lucas (3) et de G. Filon (4) que, sous l'influence d'une variation limitée de température, la chronaxie varie, diminuant à mesure que la température s'élève et que, pour des variations peu amples entre 4° et 27° sur un nerf de grenouille, ces modifications sont réversibles.

Dans les expériences qui suivent, le nerf est placé dans une petite chambre en paraffine de 2^{cm} de long sur 0^{cm},3 de large et 0^{cm},3 de haut, exactement fermée, à sa partie supé-

(1) L. LAPICQUE. — *Soc. de biologie*, 25 juillet 1908.

(2) M. et L. LAPICQUE. — *Soc. de biologie*, 12 janvier 1907.

(3) K. LUCAS. — *Journ. of Physiology*, XXXVI, 1907, p. 324.

(4) G. FILON. — *Journ. de Physiol. et de Path. gén.*, janvier 1911.

rière, par un petit couvercle; le nerf est ainsi isolé de l'air environnant et se conserve dans de bonnes conditions. Le fond de la chambre est percé d'un trou, par lequel pénètre le tube effilé de l'électrode nerveuse.

Pour modifier, par variation de température, l'excitabilité du nerf à ce niveau, on utilise le dispositif représenté sur la figure 3. Un tube de verre fin (2 millimètres de diamètre environ) traverse horizontalement la chambre et croise le nerf à angle droit, au niveau de l'élec-

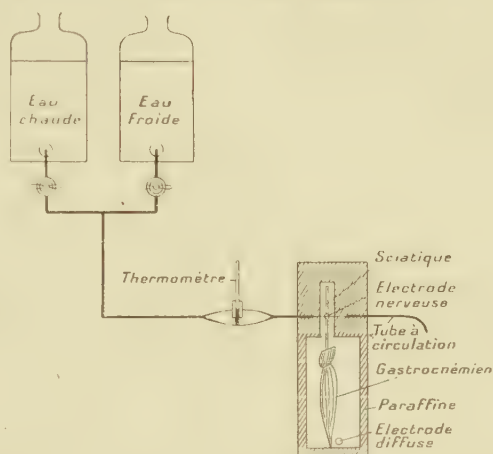


Fig. 3. — Dispositif pour faire varier la température au contact de l'électrode nerveuse.

trode nerveuse; il peut être relié alternativement à deux flacons pleins d'eau, à basse température dans l'un, à température élevée dans l'autre. Un thermomètre placé dans un tube en T, immédiatement en amont de la chambre en paraffine, indique à chaque instant la température de l'eau qui circule dans le tube fin. On constate que, dans ces conditions, le nerf s'équilibre en moins de deux minutes avec la température de cette eau. Ce dispositif de chauffage a déjà été employé par Gotch et Macdonald (1) dans un but tout différent du nôtre.

Le muscle est également placé dans une chambre taillée dans la paraffine à côté de la première. La cloison mitoyenne présente une petite échancrure par laquelle passe le nerf (fig. 4). Une fois la préparation

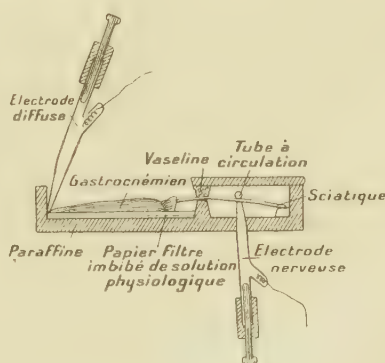


Fig. 4.

(1) GOTCH et MACDONALD. — *Journ. of Physiol.*, XX, 1896, p. 283.

en place, on peut séparer complètement les deux chambres en obturant l'échancrure avec de la vaseline. Les variations de température au niveau du muscle sont réalisées à l'aide d'une solution physiologique à température variable et réglable, qui circule dans la chambre correspondante, et dont la température est indiquée par un thermomètre placé immédiatement en amont.

Nous avons tenu, avant tout, à éprouver la méthode qui vient d'être décrite, dans le cas de l'excitation bipolaire, pour laquelle la localisation de l'excitation de fermeture à la cathode est déjà solidement démontrée.

Expérience du 15 novembre 1911. — Excitation du gastrocnémien de *Rana esculenta* par deux électrodes égales posées sur le nerf sciatique. Le tube à circulation croise le nerf perpendiculairement à lui.

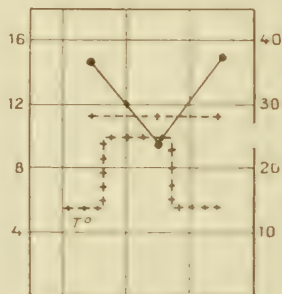
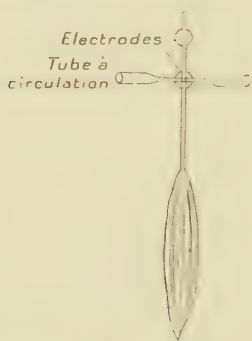


Fig. 5. — Action sur la chronaxie d'une variation de température localisée à une des électrodes (---- à l'anode; — à la cathode).

En ordonnées: échelle des chronaxies à gauche, des températures à droite; en abscisses, les temps.

au point où il est en contact avec l'électrode inférieure, c'est-à-dire la plus voisine du muscle (fig. 5). Les déterminations sont faites de cinq en cinq minutes. Chacune d'elles consiste à déterminer le voltage rhéobasique, avec un courant rectangulaire de durée pratiquement infinie, et la capacité qui donne le seuil pour un voltage de charge double du précédent; cette capacité mesure, comme il a été dit, à un facteur constant près, la chronaxie.

1^o Courant descendant; la variation de température va donc avoir lieu à la cathode.

TEMPÉRATURE A LA CATHODE.	RHÉOBASE (en volts).	CHRONAXIE (en farads 10^{-8}).
13°.....	0,34	14-15
24°.....	0,37	9-10
13°.....	0,32	14-15

On voit que le chauffage de la région cathodique entraîne une modification réversible de la chronaxie. Il fallait s'y attendre, puisque l'excitation naît à la cathode. Mais que se passe-t-il si on chauffe l'anode ?

2° Courant ascendant ; le tube de verre à circulation est donc cette fois au contact de l'anode.

TEMPÉRATURE A L'ANODE.	RHÉOBASE (en volts).	CHRONAXIE (en farads 10^{-8}).
13°.....	0,45	11-12
24°.....	0,44	11-12
13°.....	0,48	11-12

On voit qu'une variation de température à l'anode ne modifie en aucune façon la chronaxie.

Cette double expérience confirme donc complètement les données qui sont classiques dans l'excitation des tissus par la méthode bipolaire : l'excitation de fermeture est cathodique.

Confiants, dès lors, dans la valeur de la méthode qui vient d'être éprouvée, nous pouvons aborder l'étude encore neuve de la localisation des excitations de fermeture dans la méthode monopolaire.

I. — Dans cette première série d'expériences, la variation de température est localisée à l'électrode nerveuse, le reste de la préparation restant à température constante.

Expérience du 20 novembre 1911. — Sciatique et gastrocnémien de *Rana esculenta* (fig. 6). Les déterminations sont faites de cinq en cinq minutes environ.

TEMPÉRATURE de l'électrode nerveuse.	ÉLECTRODE NERVEUSE +		ÉLECTRODE NERVEUSE —	
	Rhéobase (en volts).	chronaxie (en farads 10^{-8}).	Rhéobase (en volts).	Chronaxie (en farads 10^{-8}).
10°	0,75	5-6	0,34	13-14
16°	0,68	6	0,31	13-14
21°,5	0,60	6-7	0,48	7-8
21°,5	0,46	7-8	0,52	6-7
13°	0,44	7-8	0,44	9-10
13°	0,40	8-9	0,42	9-10
23°	0,32	8-9	0,54	4-5

On voit que, seule, la chronaxie déterminée avec la cathode

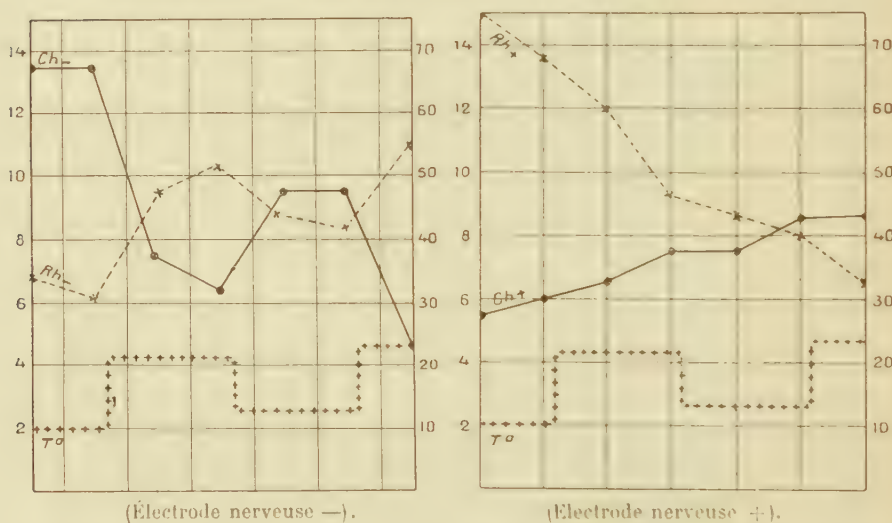


Fig. 6. — Influence des variations de température à l'électrode nerveuse sur les caractéristiques de l'excitabilité.

(Les temps sont portés en abscisses : en ordonnées, à gauche, échelle des chronaxies ; à droite, celles des rhéobases et des températures).

sur le nerf, suit les variations de température de l'électrode nerveuse. Au contraire, les caractéristiques physiologiques mesurées avec l'anode comme électrode nerveuse ne sont nullement influencées par les modifications de température à cette électrode. Donc l'excitation dite de fermeture anodique ne naît pas à l'électrode différenciée.

Quelques remarques doivent être faites à propos de cette expérience :

1° Au début de l'expérience, les chronaxies déterminées avec le pôle

positif sur le nerf et avec le pôle négatif, sont très différentes; c'est là un fait constant sur des préparations fraîchement préparées, dans les conditions de l'excitation monopolaire.

2° Il est facile d'apercevoir sur les chiffres de cette expérience une marche spontanée des deux chronaxies, en fonction du vieillissement de la préparation, c'est-à-dire en fonction du temps, toute cause de perturbation étant écartée. La chronaxie déterminée avec l'électrode nerveuse positive augmente graduellement (elle passe de 5-6 à 8-9 au cours de l'expérience), l'autre diminue nettement et son mouvement est visible malgré les perturbations qu'apportent les variations de température. Ainsi les deux chronaxies ont tendance à s'égaliser et, au bout d'un temps variant d'une demi-heure à deux ou trois heures, elles ont

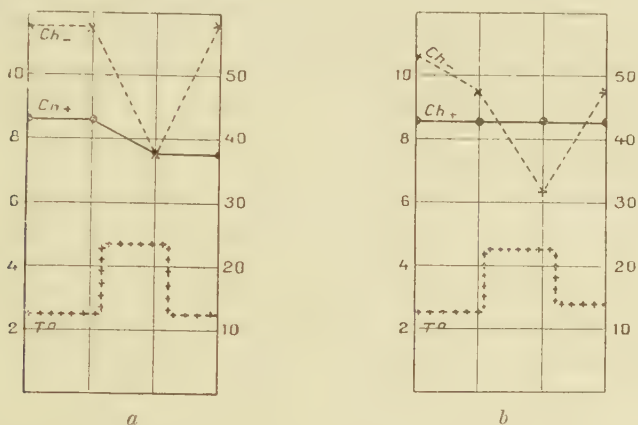


Fig. 7. — Variations de température à l'électrode nerveuse.

(Ch —, chronaxie déterminée avec l'électrode nerveuse —; Ch +, avec l'électrode nerveuse +).

généralement la même valeur. Souvent d'ailleurs, à ce moment, les seuils sont aussi devenus très voisins.

Tous ces phénomènes seront étudiés ultérieurement.

Expérience du 28 novembre 1911. — Mêmes conditions (fig. 7, a).

TEMPÉRATURE de l'électrode nerveuse.	ÉLECTRODE NERVEUSE +		ÉLECTRODE NERVEUSE —	
	Rhéobase (en volts).	Chronaxie (en farads 10^{-6}).	Rhéobase (en volts).	Chronaxie (en farads 10^{-6}).
12° 5	0,41	8-9	0,22	11-12
12° 5	0,44	8-9	0,24	11-12
23° 5	0,46	7-8	0,29	7-8
12°	0,33	7-8	0,28	11-12

Comme dans l'expérience précédente, seule la chronaxie déterminée avec le pôle négatif sur le nerf dessine un mouvement ample et réver-

sible sous l'influence de la température. En effet, pour un intervalle de 11°, la chronaxie varie de 11-12 à 7-8, ce qui donne un rapport d'environ 1,5, c'est-à-dire un coefficient de température de l'ordre de grandeur de celui que des mesures précises, instituées dans ce but unique, ont permis de déterminer. Remarquons que nos expériences, étant donné le procédé de chauffage utilisé, n'ont pas une rigoureuse valeur au point de vue de la détermination du coefficient de température, car, bien souvent, la variation réelle de température au niveau du fin tube de verre croisant le nerf sera un peu moins ample que celle indiquée par le thermomètre. Aussi peut-il arriver que nos chiffres donnent parfois un coefficient un peu plus faible que celui déterminé par G. Filon (1), dans des conditions techniques beaucoup plus favorables.

Il n'y a pas lieu de tenir compte, dans l'expérience ci-dessus, du léger mouvement de la chronaxie déterminée avec le pôle nerveux positif : elle a passé de 8-9 à 7-8 (coefficient 1,1) et ce mouvement n'a pas été réversible par refroidissement : il correspond, sans doute, à la marche spontanée signalée plus haut.

Expérience du 7 décembre 1911. — Mêmes conditions (fig. 7, b).

TEMPÉRATURE " l'électrode nerveuse.	ÉLECTRODE NERVEUSE +		ÉLECTRODE NERVEUSE —	
	Rhéobase (en volts).	Chronaxie (en farads 10 ⁻⁹).	Rhéobase (en volts).	Chronaxie (en farads 10 ⁻⁹).
13°.....	0,31	8-9	0,21	10-11
13°.....	0,28	8-9	0,22	9-10
23°.....	0,26	8-9	0,23	6-7
14°.....	0,25	8-9	0,20	9-10

Des trois expériences qui viennent d'être relatées, se dégage nettement le fait suivant :

Dans le dispositif monopolaire, lorsque l'électrode nerveuse — électrode à forte densité, dite généralement active — est positive, l'excitation que l'on obtient ne se produit pas à cette électrode : *l'excitation dite de fermeture anodique ne se produit pas à l'anode.*

Ce fait est en contradiction avec les idées couramment acceptées en France, relativement à l'excitation monopolaire.

Pour pousser plus avant l'analyse, il fallait essayer de déterminer le siège exact de cette excitation dite de fermeture anodique. Puisqu'elle ne se produit pas à l'électrode à forte densité, à l'électrode nerveuse, on est conduit à penser qu'elle

(1) G. FILON. — *Loc. cit.*

naît au contact de l'électrode diffuse, cathodique. La même méthode de localisation doit permettre d'obtenir sur ce point une certitude.

II. — Comme il a été dit plus haut, le muscle est placé dans une chambre où il est possible d'établir une circulation liquide à température variable et réglable. A cet effet, deux tubes aboutissent à la chambre, où se trouvent le muscle et l'électrode diffuse ; l'un débouche au fond de la chambre et sert à l'arrivée du liquide, l'autre forme surverse, de sorte que, la petite enceinte restant ouverte à sa partie supérieure, on peut y effectuer une circulation qui baigne complètement le muscle. Le liquide employé à cet usage est une solution physiologique ($\text{NaCl} : 6^{\text{gr}}$, — $\text{KCl} : 0^{\text{gr}}15$, — $\text{CaCl}^2 : 0^{\text{gr}}12$, — $\text{H}^2\text{O} : 1000^{\text{gr}}$).

La température reste constante à l'électrode nerveuse.

Voici quelques expériences faites sur ce type :

Expérience du 23 novembre 1911. — Sciatique et gastrocnémien de Rana esculenta (fig. 8, a).

TEMPÉRATURE à l'électrode diffuse.	ÉLECTRODE NERVEUSE +		ÉLECTRODE NERVEUSE —	
	Rhéobase (en volts).	Chronaxie (en farads 10^{-8}).	Rhéobase (en volts).	Chronaxie (en farads 10^{-8}).
14°,5.....	0,47	10-11	0,28	10-11
15°.....	0,44	10-11	0,31	8-9
16°.....	0,44	10-11	0,33	8-9
16°.....	0,45	10-11	0,34	8-9
25°.....	0,55	7-8	0,35	7-8
24°.....	0,54	7-8	0,40	7-8
17°.....	0,47	10-11	0,43	7-8

Il ressort clairement de ces chiffres et du graphique qui les résume, que la chronaxie, déterminée avec l'anode comme électrode nerveuse, suit, d'une façon exacte et réversible, les modifications de température de la cathode diffuse. Au contraire, la chronaxie, déterminée avec le pôle négatif sur le nerf, reste indépendante de ces variations et présente seulement une marche spontanée en fonction du vieillissement.

Expérience du 7 décembre 1911. — Sciatique et gastrocnémien de Rana esculenta (fig. 8, b).

TEMPÉRATURE à l'électrode diffuse.	ÉLECTRODE NERVEUSE +		ÉLECTRODE NERVEUSE —	
	Rhéobase (en volts).	Chronaxie (en farads 10 ⁻⁸)	Rhéobase (en volts).	Chronaxie (en farads 10 ⁻⁸).
8° 5	0,37	8-9	0,20	12-13
23°	0,35	6-7	0,20	11-12
23°	0,37	5-6	0,24	10-11
30°	0,36	9-10	0,28	10
30°	0,37	9-10	0,28	9-10

Comme dans l'expérience précédente, c'est la chronaxie déterminée avec le pôle positif sur le nerf qui varie d'une façon réversible, quand on chauffe le tissu

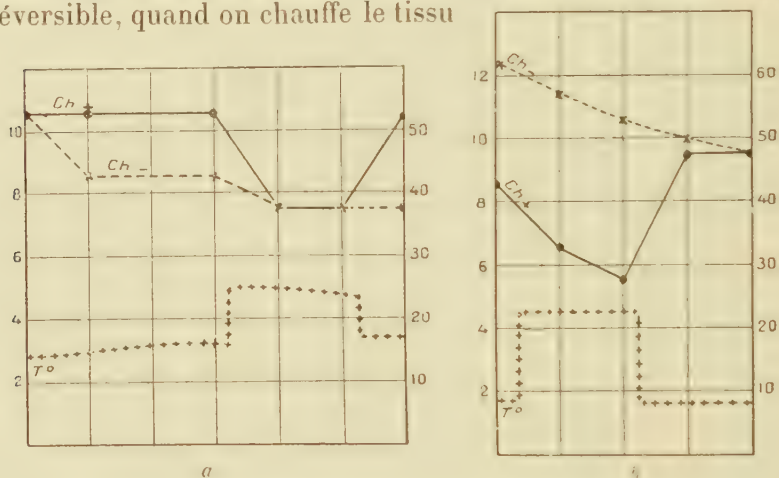


Fig. 8. — Variations de température à l'électrode diffuse.

(Ch —, chronaxie déterminée avec l'électrode nerveuse —; Ch +, avec l'électrode nerveuse +).

au voisinage de l'électrode diffuse cathode. C'est donc à la cathode diffuse que se produit l'excitation dite de fermeture anodique.

III — Il est encore possible de vérifier les faits précédents sur un dispositif différent d'excitation unipolaire, dispositif devenu classique depuis les travaux de Chauveau.

On dissèque un train postérieur de grenouille en laissant les deux pattes réunies par la symphyse pubienne. On dissèque également les nerfs lombaires et l'origine des troncs sciatiques

droit et gauche. On place sur chacun de ces derniers une électrode différenciée; ces deux électrodes étant prises comme électrodes instrumentales, le courant se ferme par la masse des tissus. Désignons les deux sciatiques par A et par B et mettons le sciatique A au contact de l'anode et le sciatique B au contact de la cathode. Dans ces conditions, chaque nerf a deux électrodes, l'une, à forte densité, au niveau de l'électrode différenciée, l'autre, à faible densité, au contact du nerf et de la masse des tissus. En effet, en nous reportant au schéma (fig. 9, *a*), on voit que le courant traverse la prépa-

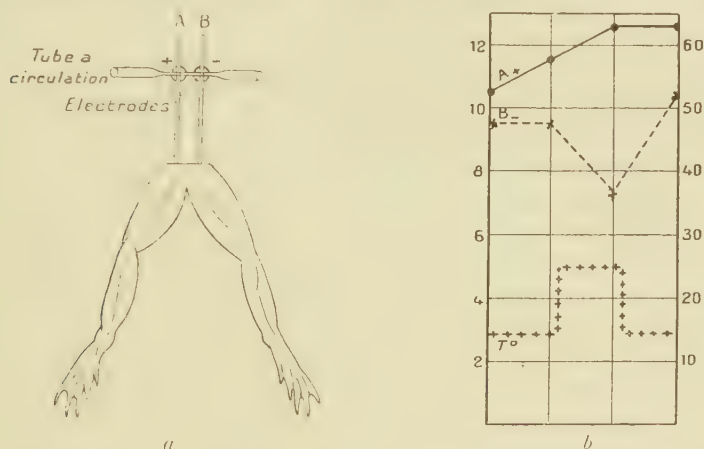


Fig. 9. — Variations de température localisées à l'électrode nerveuse dans le cas d'une préparation neuro-musculaire double (A +, chronaxie de la patte de gauche; B—, celle de la patte de droite).

ration de la façon suivante : électrode positive → sciatique A → masse des tissus → sciatique B → électrode négative. Le sciatique B est donc placé entre une anode à large surface et une cathode différenciée; aucune difficulté de ce côté : la cathode étant l'électrode à forte densité, rien ne permet de supposer que l'excitation de fermeture observée dans la patte correspondante se produise ailleurs qu'au niveau de cette électrode différenciée. Mais le sciatique A est, au contraire, placé entre une anode à petite surface, différenciée et une cathode large, diffuse; si, contrairement à la notion que le pôle positif peut exciter à la fermeture, c'est l'hypothèse d'une excitation de fermeture toujours cathodique qui est juste, l'excitation ne doit pas, pour le sciatique A, prendre

naissance au niveau de l'électrode différenciée. La même méthode de localisation va nous permettre de trancher la question.

Expérience du 23 février 1912. — Rana esculenta. Un fin tube de verre mince croise les deux sciatiques aux points où chacun est en contact avec l'électrode différenciée (fig. 9, a), l'un avec l'électrode différenciée négative, l'autre avec la positive. A l'intérieur du tube circule de l'eau à température variable. Les caractéristiques de l'excitabilité en A sont déterminées en observant les contractions du gastrocnémien correspondant; les caractéristiques en B, en observant l'autre gastrocnémien. Les déterminations sont faites de cinq en cinq minutes (fig. 9, b).

TEMPÉRATURE aux deux électrodes nerveuses.	CARACTÉRISTIQUES SUR SCIATIQUE A (électrode nerveuse +).		CARACTÉRISTIQUES SUR SCIATIQUE B (électrode nerveuse -).	
	Rhéobase (en volts).	Chronaxie. (en farads 10^{-8}).	Rhéobase (en volts).	Chronaxie (en farads 10^{-8}).
14°	0,17	10-11	0,16	9-10
14°	0,17	11-12	0,17	9-10
24°	0,19	12-13	0,21	7-8
14°	0,16	12-13	0,17	10-11

Cette expérience, entièrement confirmative des précédentes, montre que, pour le sciatique B, l'excitation se produit bien à l'électrode nerveuse qui est cathodique, tandis que, pour le sciatique A, elle ne se produit nullement à l'électrode nerveuse qui est anodique.

Donc, dans ce dispositif complexe comme dans les précédents, *il n'y a pas de fermeture anodique. L'excitation de fermeture se produit toujours à la cathode.*

2° *Localisation par l'anhydride carbonique* (1). — De même qu'à l'aide de variations thermiques, il est possible d'introduire, au niveau de telle ou telle électrode, des modifications de l'excitabilité, en faisant appel à des agents chimiques convenablement choisis. C'est ainsi que l'on sait, depuis la mémorable expérience de Grünhagen (2), que l'anhydride carbonique agissant sur un segment du nerf moteur diminue rapidement

(1) H. CARDOT. — *Soc. de biologie*, 23 mars 1912; *Journ. de physiol. et path. gén.*, juillet 1912.

(2) GRÜNHAGEN. — *Pflüger's Archiv*, VI, p. 180.

l'excitabilité, sans modifier sensiblement la conductibilité; du moins est-ce ainsi que les choses se passent pour des actions non très prolongées; dans le cas contraire, des expériences plus récentes de Weiss (1) montrent qu'il se produit aussi une diminution appréciable de la conductibilité. D'ailleurs, même dans ce dernier cas, les phénomènes se présentent comme parfaitement réversibles, un courant d'air rendant au nerf ses propriétés primitives. On trouve donc, dans l'acide carbonique, un agent susceptible de diminuer d'une façon réversible, l'excitabilité en un point déterminé du nerf; et, sous la réserve de ne pas prolonger outre mesure son action, il n'y a pas lieu de craindre des modifications perturbatrices de la conductibilité, pouvant vicier la détermination des caractéristiques de l'excitabilité au pôle où se produit le processus d'excitation. D'ailleurs, dans les recherches suivantes, pour opérer en toute sécurité et m'assurer que je restais bien dans les conditions de l'observation de Grünhagen, j'ai effectué des expériences de contrôle (séries II et III), consistant à faire agir l'acide carbonique, non pas au niveau de l'un ou l'autre des pôles, c'est-à-dire en un des points où se produit le processus d'excitation, mais bien, soit en un point du segment interpolaire, soit entre les électrodes et le muscle. Comme on peut s'en assurer, il ne se produit, dans ces conditions, aucune modification des caractéristiques de l'excitabilité.

L'anhydride carbonique, obtenu par action de l'acide chlorhydrique étendu sur du marbre concassé, traverse un flacon laveur à bicarbonate de soude et un flacon laveur à eau avant d'atteindre la petite enceinte en verre disposée pour recevoir la portion du tissu qui doit subir l'action du gaz. Cette enceinte peut, d'autre part, être mise en relation avec un aspirateur permettant de restituer au tissu les conditions primitives, en remplaçant par une circulation d'air celle d'anhydride carbonique. Quant aux dispositions particulières du nerf et du muscle sciatique et gastrocnémien de grenouille, par rapport aux électrodes et à la chambre à gaz carbonique, elles seront indiquées à propos de chaque série d'expériences.

I. — Il faut, avant tout, voir quelles modifications subissent

(1) G. WEISS. — *Soc. de biologie*, 42 mai 1900.

les caractéristiques de l'excitabilité nerveuse, lorsque l'ensemble de la préparation est soumis à l'action du gaz carbonique. A cet effet, une préparation neuro-musculaire, excitée par la méthode dite monopolaire, avec un fil d'argent

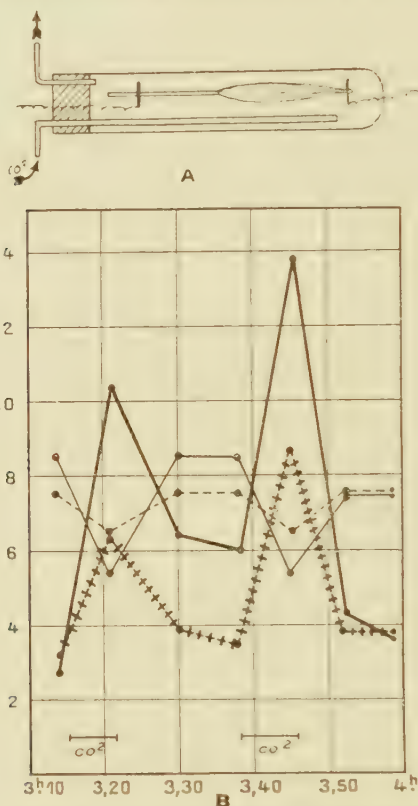


Fig. 10. — Action de CO_2 sur les caractéristiques de l'excitabilité.

A, dispositif expérimental. — B, variations des caractéristiques.

—●— Rheobase { électrode nerveuse —,
 ---○--- Chronaxie {
 +++ Rheobase { électrode nerveuse +,
 ----x---- Chronaxie {

chloruré au contact du nerf et un autre sur le tendon du muscle, est placée en totalité dans la chambre à circulation gazeuse (fig. 10, A). On mesure la rhéobase et la chronaxie avant, pendant et après l'action de CO_2 , en prenant successivement comme électrode nerveuse l'anode et la cathode. Dans les tableaux expérimentaux, le début de l'action du gaz carbonique est indiqué à la colonne *Heures* par le symbole CO_2 ; le moment

où la circulation d'air remplace celle du gaz carbonique est marqué par le mot *Air*. Les déterminations faites pendant l'action de CO^2 sont indiquées en caractères gras.

Expérience du 24 mars 1912. — Sciatique et gastrocnémien de *Rana temporaria* (fig. 10, B).

HEURES.	ÉLECTRODE NERVEUSE +		ÉLECTRODE NERVEUSE —	
	Rhéobase (en volts).	Chronaxie (en farads 10^{-8}).	Rhéobase (en volts).	Chronaxie (en farads 10^{-8}).
3,14.....	0,31	7-8	0,28	8-9
3,15 CO^2				
3,21.....	0,64	6-7	1,04	5-6
3,22 <i>Air</i>				
3,30.....	0,39	7-8	0,65	8-9
3,38.....	0,35	7-8	0,60	8-9
3,39 CO^2				
3,45.....	0,86	6-7	1,36	5-6
3,46 <i>Air</i>				
3,52.....	0,39	7-8	0,43	7-8
3,59.....	0,37	7-8	0,35	7-8

Donc, que l'électrode nerveuse soit positive ou négative, on observe une élévation de la rhéobase et une diminution de la chronaxie pendant le passage de l'anhydride carbonique ; dans le premier cas, les phénomènes sont simplement un peu moins amples que dans le second. Ces modifications sont réversibles.

II. — Excitation bipolaire par deux fils d'argent chloruré



Fig. 11. — A, dispositif expérimental.

B, Valeurs des caractéristiques.
 — Rhéobase } courant ascendant.
 — Chronaxie }
 +++ Rhéobase } courant descendant.
 --- Chronaxie }

touchant le nerf. Ce dernier, entre les électrodes et le muscle,

traverse la petite chambre de verre où circule, soit du gaz carbonique, soit de l'air (fig. 11, A). Les ouvertures ménagées dans la chambre pour le passage du nerf sont, de même que dans les expériences suivantes, obturées avec de la vaseline ou du kaolin imbibé de solution physiologique.

Expérience du 17 mars 1912. — Sciatique et gastrocnémien de *Rana temporaria* (fig. 11, B.)

HEURES.	COURANT DESCENDANT		COURANT ASCENDANT	
	Rhéobase (en volts).	Chronaxie (en farads 10^{-6}).	Rhéobase (en volts).	Chronaxie (en farads 10^{-6}).
6,0.....	0,31	8-9	0,16	12-13
6,5.....	0,31	8-9	0,18	10-11
6,6 CO ₂ .				
6,12.....	0,35	7-8	0,22	10-11
6,16.....	0,34	7-8	0,26	8-9
6,22.....	0,36	7-8	0,29	7-8
6,24 Air.				
6,29.....	0,40	7-8	0,33	7-8
6,35.....	0,39	7-8	0,38	7-8
6,40.....	0,43	6-7	0,46	7-8

Comme on le voit par cette expérience, on observe une diminution systématique des deux chronaxies (correspondant aux courants descendant ou ascendant), sans aucune relation avec l'action du gaz carbonique; les mouvements des rhéobases ne sont également pas influencés par l'effet de CO₂. La rapidité du mouvement des rhéobases et des chronaxies s'explique facilement par le fait que les deux électrodes sont assez voisines de l'extrémité sectionnée du sciatique; cette influence est d'autant plus forte que l'excitation a son siège plus près de la lésion, c'est-à-dire qu'elle est plus considérable en courant ascendant qu'en descendant.

III. — Excitation monopolaire, avec une électrode différenciée (fil d'argent chloruré) sur le nerf, et une seconde, électrode impolarisable de Lapicque (argent, chlorure d'argent, solution physiologique) à la masse musculaire. Entre l'électrode différenciée et le muscle, le nerf traverse la chambre où circulent successivement du gaz carbonique et de l'air (fig. 12, A).

Expérience du 16 mars 1912. — Sciatique et gastrocnémien de *Rana temporaria* (fig. 12, B); le nerf n'a pas été sectionné et reste adhérent à un morceau de la colonne lombaire.

HEURES.	ÉLECTRODE NERVEUSE +		ÉLECTRODE NERVEUSE —	
	Rhéobase (en volts).	Chronaxie (en farads 10^{-8}).	Rhéobase (en volts).	Chronaxie (en farads 10^{-8}).
10.45	0,38	15-16	0,37	18-19
10.47	0,38	15-16	0,37	18-19
10.48 (O ₂).				
10.54	0,38	14-15	0,39	18-19
11.0	0,38	13-14	0,37	18-19
11.8	0,38	13-14	0,37	18-19
11.9 Air.				
11.15	0,41	12-13	0,39	17-18
11.23	0,44	11-12	0,37	17-18

Ici encore s'observe un très léger mouvement systématique



Fig. 12. — A, dispositif expérimental. — B, valeurs des caractéristiques.

— Rhéobase } électrode nerveuse —.
 --- Chronaxie }
 ++++ Rhéobase } électrode nerveuse +.
 Chronaxie }

des chronaxies, sans aucune liaison avec le passage de l'anhydride carbonique.

IV. — Excitation monopolaire. Le nerf traverse la chambre à circulation gazeuse et s'y trouve en contact avec l'électrode

nerveuse (fil d'argent chloruré). Du côté du muscle est placée, sur le tendon, une électrode argent, chlorure d'argent, solution physiologique, ou bien tout le gastrocnémien est immergé dans la solution physiologique où aboutit un fil d'argent chlo-

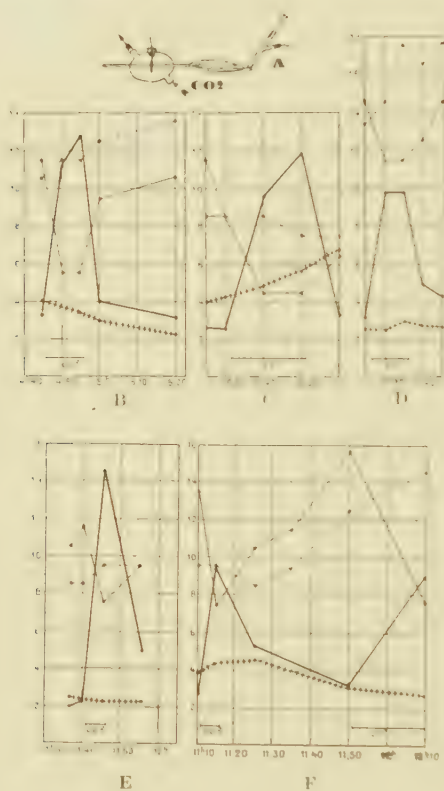


Fig. 13. — A, dispositif expérimental. — B, C, D, E, F, variations des caractéristiques de l'excitabilité.

— Rhéobase } électrode nerveuse —.
 — Chronaxie }
 + + + Rhéobase } électrode nerveuse +.
 Chronaxie }

ruré. Dans ce dispositif, seule la région de l'électrode différenciée est soumise à l'action envisagée (fig. 13, A). On détermine alors, comme ci-dessus, les caractéristiques de l'excitabilité avant, pendant et après le passage de CO₂, et en prenant alternativement l'anode et la cathode comme électrode nerveuse.

Expérience du 15 février 1912. — Sciatique et gastrocnémien de *Rana temporaria* (fig. 13, B).

HEURES.	ELECTRODE NERVEUSE +		ELECTRODE NERVEUSE —	
	Rhéobase (en volts)	Chronaxie (en farads 10^{-8}).	Rhéobase (en volts).	Chronaxie (en farads 10^{-8}).
4.13	0.10	10-11	0.34	11-12
4.46 CO ² .				
4.50	0.37	11-12	1.12	5-6
4.55	0.34	11-12	1.27	5-6
4.56 Air.				
5.0	0.30	12-13	0.40	9-10
5.20	0.23	13-14	0.32	10-11

Expérience du 16 février 1912. — Sciatique et gastrocnémien de *Rana temporaria* (fig. 13, C).

HEURES.	ELECTRODE NERVEUSE +		ELECTRODE NERVEUSE —	
	Rhéobase (en volts).	Chronaxie (en farads 10^{-8}).	Rhéobase (en volts).	Chronaxie (en farads 10^{-8}).
10.23	0.40	11-12	0.26	8-9
10.30	0.43	8-9	0.26	8-9
10.31 CO ² .				
10.40	0.48	8-9	0.96	4-5
10.50	0.56	7-8	1.18	4-5
10.51 Air.				
11.0	0.67	7-8	0.32	6-7

Expérience du 22 février 1912. — Sciatique et gastrocnémien de *Rana temporaria* (fig. 13, D).

HEURES.	ELECTRODE NERVEUSE +		ELECTRODE NERVEUSE —	
	Rhéobase (en volts).	Chronaxie (en farads 10^{-8}).	Rhéobase (en volts).	Chronaxie (en farads 10^{-8}).
11.25	0.26	13-14	0.32	11-13
11.26 CO ² .				
11.30	0.26	14-15	0.98	11-12
11.35	0.30	17-18	0.98	11-12
11.36 Air.				
11.40	0.28	16-17	0.50	12-13
11.45	0.27	17-18	0.44	11-13

Expérience du 24 février 1912. — Sciatique et gastrocnémien de *Rana temporaria* (fig. 13, E).

HEURES.	ELECTRODE NERVEUSE +		ELECTRODE NERVEUSE —	
	Rhéobase (en volts).	Chronaxie (en farads 10^{-8}).	Rhéobase (en volts).	Chronaxie (en farads 10^{-8}).
11,37	0,25	8-9	0,21	10-11
11,40	0,24	8-9	0,23	11-12
11,41 CO ²				
11,45	0,23	9-10	1,44	7-8
11,46 Air				
11,55	0,23	9-10	0,51	9-10

Expérience du 1^{er} mars 1912. — Sciatique et gastrocnémien de *Rana esculenta*. (fig. 12, F).

HEURES.	ELECTRODE NERVEUSE +		ELECTRODE NERVEUSE —	
	Rhéobase (en volts).	Chronaxie (en farads 10^{-8}).	Rhéobase (en volts).	Chronaxie (en farads 10^{-8}).
11,10	0,38	9-10	0,26	13-14
11,11 CO ²				
11,15	0,43	9-10	0,93	7-8
11,16 Air				
11,23	0,45	8-9	0,53	10-11
11,35	0,39	9-10	0,45	11-12
11,50	0,31	12-13	0,32	15-16
11,51 CO ²				
12,10	0,28	14-15	0,90	7-8

Dans cette série d'expériences, on note un mouvement net et réversible des caractéristiques de l'excitabilité à la fermeture, quand l'électrode différenciée est négative. Mais, quand elle est positive, il n'y a aucun mouvement de la chronaxie et de la rhéobase sous l'influence de l'anhydride carbonique. Il faut donc en conclure que, dans le premier cas, le processus d'excitation a bien lieu au niveau de l'électrode différenciée ; dans le second cas, comme l'avaient déjà montré les variations localisées de température, il doit se produire à quelque autre endroit, que les expériences suivantes vont permettre de préciser.

V. — Mêmes conditions d'excitation que ci-dessus. Le

muscle et l'électrode diffuse (fil d'argent chloruré placé au contact du tendon) sont à l'intérieur de la chambre à circulation gazeuse : au contraire, le nerf, sortant de cette chambre

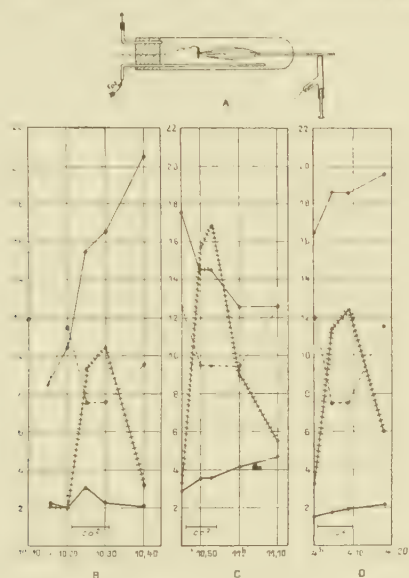


Fig. 14. — A, dispositif expérimental. — B, C, D, variations des caractéristiques de l'excitabilité.

— Rhéobase { électrode nerveuse —.
 — Chronaxie {
 +++ Rhéobase { électrode nerveuse .
 Chronaxie {

et reposant sur l'électrode différenciée (électrode impolarisable de Lapicque) ne subit pas l'action du gaz carbonique (fig. 14, A).

Expérience du 2 mars 1912. — Sciatique et gastrocnémien de *Rana temporaria* (fig. 14, B).

HEURES.	ÉLECTRODE NERVEUSE +		ÉLECTRODE NERVEUSE —	
	Rhéobase (en volts).	Chronaxie (en farads 10 ⁻⁸).	Rhéobase (en volts).	Chronaxie (en farads 10 ⁻⁸).
11,13	0,21	8-9	0,22	8-9
11,20	0,20	11-12	0,20	10-11
11,21 CO ₂ .				
11,25	0,93	7-8	0,31	15-16
11,30	1,05	7-8	0,23	16-17
11,31 Air.				
11,40	0,33	9-10	0,21	20-21

Expérience du 3 mars 1912. — Sciatique et gastrocnémien de Rana temporaria (fig. 14, C).

HEURES.	ELECTRODE NERVEUSE +		ELECTRODE NERVEUSE —	
	Rhéobase (en volts).	Chronaxie (en farads 10^{-8}).	Rhéobase (en volts).	Chronaxie (en farads 10^{-8}).
10,40	0,33	12-13	0,29	17-18
10,46 CO ₂				
10,50	1,58	9-10	0,35	14-15
10,53	1,68	9-10	0,36	14-15
10,54 Air				
11,0	0,90	9-10	0,42	12-13
11,10	0,55	12-13	0,46	12-13

Expérience du 17 mars 1912. — Sciatique et gastrocnémien de Rana temporaria (fig. 14, D).

HEURES.	ELECTRODE NERVEUSE +		ELECTRODE NERVEUSE —	
	Rhéobase (en volts).	Chronaxie (en farads 10^{-8}).	Rhéobase (en volts).	Chronaxie (en farads 10^{-8}).
4,0	0,32	12-0	0,13	16-17
4,1 CO ₂				
4,5	1,14	7-8	0,17	18-19
4,9	1,24	7-8	0,19	18-19
5,10 Air				
5,18	0,60	11-12	0,21	19-20

Dans ces trois expériences, s'observe nettement un mouvement ample et réversible de la chronaxie et de la rhéobase, quand l'électrode différenciée est l'anode. Au contraire, avec la cathode différenciée, on note seulement un mouvement spontané des caractéristiques de l'excitabilité, en fonction du vieillissement, mouvement qui n'est nullement influencé par l'action de l'anhydride carbonique. C'est exactement le résultat inverse de celui obtenu dans la série précédente.

En résumé : 1° *L'anhydride carbonique modifie d'une façon réversible les caractéristiques de l'excitabilité* : élévation considérable de la rhéobase, diminution de la chronaxie.

2° Pour des durées d'action ne dépassant pas une demi-heure, ces modifications ne peuvent être attribuées à des variations de conductibilité, car l'action de l'anhydride carbonique sur le nerf

en dehors des régions polaires est absolument sans effet vis-à-vis des caractéristiques de l'excitabilité.

3° *Si l'action porte à la fois sur les régions des deux électrodes, les caractéristiques de l'excitabilité varient, que l'électrode différenciée soit positive ou négative.*

4° *Si l'action porte exclusivement sur la région de l'électrode différenciée, les caractéristiques en question ne sont modifiées que quand cette électrode est négative. Au contraire, si l'action est localisée à l'électrode diffuse, les caractéristiques ne varient que quand l'électrode différenciée est positive. Donc, dans les deux cas, l'excitation de fermeture est cathodique.*

B. — LOCALISATION DES EXCITATIONS D'OUVERTURE (1).

Dans l'étude précédente, c'est par la mesure des deux caractéristiques, rhéobase et chronaxie, qu'il a été possible de déterminer, à l'aide de modifications locales de l'excitabilité, le siège des excitations de fermeture ; et même, dans le cas de variations thermiques, les mouvements de la rhéobase sont si peu amples et si peu nets que la considération de la chronaxie pouvait seule permettre, à vrai dire de façon très satisfaisante, des conclusions nettes. Mais cette méthode n'est plus directement utilisable quand il s'agit de l'excitation d'ouverture ; sur une préparation normale, le seuil de fermeture est, en effet, plus bas que celui d'ouverture, de sorte qu'il est impossible d'employer des courants brefs, pour lesquels les deux excitations ne se distinguent plus l'une de l'autre, et de déterminer, par conséquent, le coefficient chronologique d'ouverture. En revanche, les expériences précédentes relatives à l'action de l'anhydride carbonique montrent que l'examen d'une seule des caractéristiques de l'excitabilité, la rhéobase ou seuil fondamental, correspondant à un courant de durée très longue, peut suffire à renseigner sur les modifications de l'excitabilité dans ce cas. L'acide carbonique, élevant également, d'une façon réversible, le seuil d'ouverture, peut donc être utilisé pour déterminer le siège de l'excitation d'ouverture dans le dispositif monopolaire. A cet effet, on détermine le seuil d'ouverture sur

(1) H. CARDOT et H. LAUGIER. — *Soc. de biologie*, 30 mars 1912.

une préparation neuromusculaire (sciatique et gastrocnémien de grenouille), avant, pendant et après l'action du gaz carbonique, localisée soit à l'électrode différenciée, soit à l'électrode diffuse.

Technique. — La circulation gazeuse est effectuée exactement de la même façon que dans les expériences précédentes.

Une des électrodes, électrode différenciée, est au contact du

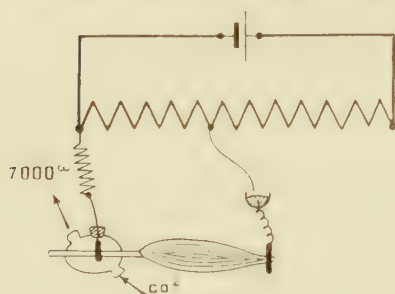


Fig. 15. — Dispositif expérimental.

nerf, l'autre est à la masse musculaire. Chacune d'elles est reliée à une des bornes de l'utilisation du distributeur de potentiel; un interrupteur à mercure est placé sur le trajet du conducteur reliant une des électrodes à la borne correspondante. Une résistance de 7000 ω est placée

en série avec la préparation (fig. 15).

Quelques précautions sont indispensables pour obtenir des seuils d'ouverture stables :

1° Faire des durées de passage assez longues (deux secondes par exemple) pour atteindre certainement le voltage liminaire minimum ;

2° Séparer les déterminations successives par des intervalles de temps suffisants (au moins une minute) pour que, après l'excitation subie, le tissu puisse être considéré comme revenu pratiquement à son excitabilité initiale ;

3° Dans chaque détermination, faire toujours les recherches du seuil avec des courants d'intensités croissantes et non décroissantes ; car, après une excitation supraliminaire, on constate fréquemment que, pendant un temps assez long (quelquefois plusieurs minutes), le seuil d'ouverture s'abaisse très considérablement, quelquefois à la moitié, et plus, de sa valeur normale ; il s'agit là d'un phénomène de décalage sans doute en relation avec la polarisation des tissus. De plus, à chacun des essais successifs faits en vue d'atteindre le seuil, on augmentera l'intensité d'une quantité constante, en montant, par exemple, par dixièmes de volt.

Si toutes ces précautions sont observées, on obtient une stabilité très satisfaisante du seuil, tant que l'excitabilité n'est pas modifiée par une cause extérieure, en particulier par l'action du gaz carbonique.

Dans les tableaux expérimentaux, le début de l'action est marqué, dans la ligne des heures, par le symbole CO^2 , et le mot *Air* indique que la circulation du gaz est remplacée par une circulation d'air.

Résultats. — Expérience du 20 mars 1912. — Rana temporaria.
 CO^2 n'agit qu'à l'électrode nerveuse, différenciée (figs. 15 et 16).

ÉLECTRODE NERVEUSE +								
Heures	2,30	2,31 CO^2	2,35	2,40	2,45	2,46 Air	2,55	3,0
Hauteur de seuil (en volts) . . .	1,0	»	1,2	1,3	1,3	»	1,1	1,0
ÉLECTRODE NERVEUSE —								
Heures	3,30	3,35	3,36 CO^2	3,40	3,45	3,50	3,51 Air	3,55
Hauteur de seuil (en volts) . . .	1,4	1,4	»	1,4	1,4	1,4	»	1,4

On constate donc, quand l'électrode différenciée est seule

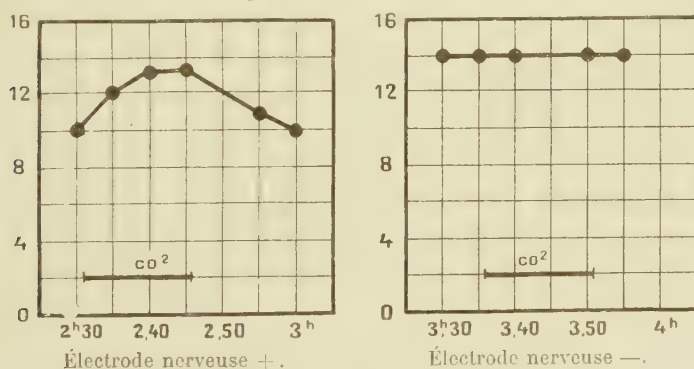


Fig. 16. — Action de CO^2 sur le seuil d'ouverture : CO^2 agit à l'électrode nerveuse. (En abscisses, les temps; en ordonnées, les voltages liminaires).

soumise à l'action de l'anhydride carbonique, que le seuil d'ouverture subit un mouvement réversible, quand cette électrode est positive; au contraire, le seuil d'ouverture déterminé avec

L'électrode différenciée négative reste absolument invariable. C'est donc que l'excitation d'ouverture ne se produit au niveau de cette électrode différenciée, que quand elle est positive.

Les deux expériences suivantes fournissent la contre-partie de la précédente.

Expérience du 25 mars 1912. — Rana temporaria. CO_2 n'agit qu'à l'électrode diffuse (figs. 14, A et 17).

ELECTRODE NERVEUSE +								
Heures	3,10	3,43	3,44 CO_2	5,50	6,0	6,1 Air.	6,5	6,10
Hauteur de seuil (en volts)	2,0	2,1	»	2,1	2,1	»	2,2	2,3

Expérience du 21 mars 1912. — Rana esculenta. CO_2 n'agit qu'à l'électrode diffuse (fig. 17).

ELECTRODE NERVEUSE —									
Heures	4,35	4,36 CO_2	4,40	4,41 Air.	4,45	4,50	4,51 CO_2	4,55	4,56 Air.
Hauteur de seuil (en volts)	3,1	»	3,8	»	3,2	3,0	»	3,8	2,8

Quand l'anhydride carbonique n'agit qu'à l'électrode diffuse, le seuil d'ouverture ne subit de modifications que lorsque l'électrode différenciée est négative. Autrement dit, quand cette électrode est négative, l'excitation se produit à l'anode diffuse.

On voit donc que *l'excitation d'ouverture est toujours anodique. Quand l'électrode différenciée est négative, l'excitation d'ouverture que l'on observe (ouverture dite cathodique, NOS des électrothérapeutes) se produit à l'anode diffuse.*

Remarque. — Un autre argument peut être invoqué pour démontrer que, en toutes circonstances, l'excitation de fermeture est cathodique, et celle d'ouverture anodique. En effet, admettons pour un instant qu'il existe bien une excitation de fermeture à l'anode. Toute condition qui rend inefficace l'excitation de fermeture cathodique doit réaliser, au point de vue de la fermeture, des conditions d'excitation monopolaire ano-

dique et faire apparaître une fermeture correspondant au pôle positif. Il n'en est rien.

Si l'on fait sur un sciatique de grenouille de l'excitation bipolaire en courant ascendant avec des intensités croissantes, on observe, comme l'a vu Pflüger :

1° Rien à la fermeture des courants très faibles ;

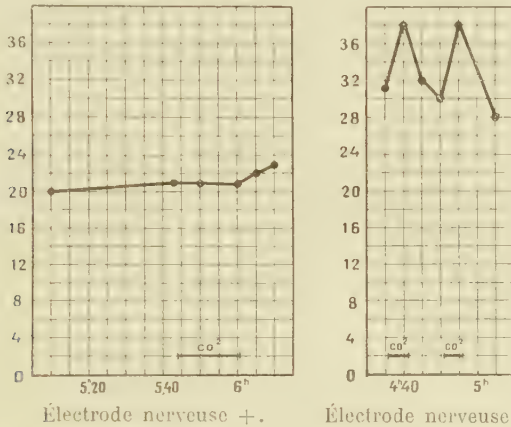


Fig. 17. — Action de CO_2 sur le seuil d'ouverture : CO_2 agit à l'électrode diffuse.

2° Un seuil de fermeture, se produisant à la cathode (courants faibles) ;

3° Une décroissance graduelle de l'excitation de fermeture cathodique, puis sa disparition (courants forts).

Il est admis que, pour ces courants forts, l'excitation naissant à la cathode ne peut franchir la région fortement anélectrotonisée qu'elle rencontre dans sa propagation vers le muscle.

S'il existait réellement une excitation de fermeture anodique, comment ne se manifesterait-elle à aucun moment ? Une fois que la secousse de fermeture cathodique a graduellement disparu, on ne trouve plus trace d'aucune excitation de fermeture (1).

De même pour l'ouverture, on constate, en opérant avec des courants descendants d'intensités croissantes, que l'excitation d'ouverture, née à l'anode pour les courants moyens, disparaît graduellement, et à aucun moment ne se manifeste une autre

(1) H. CARDOT et H. LAUGIER. — *Journ. de Physiol. et de Path. gén.*, mai 1912.

secousse d'ouverture pouvant être rapportée à l'activité du pôle négatif.

CONCLUSIONS

Toutes les expériences que nous avons décrites convergent pour démontrer les deux propositions suivantes :

1^o *En excitation monopolaire, il n'y a pas de fermeture anodique; l'excitation qu'on observe quand l'électrode différenciée est positive se produit à la cathode diffuse;*

2^o *En excitation monopolaire, il n'y a pas davantage d'excitation d'ouverture cathodique; quand l'électrode différenciée est négative, l'excitation d'ouverture se produit à l'anode diffuse.*

En conséquence, il n'y a pas, à proprement parler, d'excitation monopolaire. Le tissu excitable est toujours placé entre deux électrodes qui, si différentes qu'elles soient l'une de l'autre au point de vue de la densité du courant, sont alternativement actives : à la fermeture quand elles sont négatives, à l'ouverture quand elles sont positives.

Dans ces conditions, il semble préférable d'abandonner les termes d'*électrode active*, *électrode indifférente*, dont l'emploi n'était justifié que par des considérations théoriques que la critique expérimentale ne confirme pas. On peut les remplacer par ceux d'*électrode différenciée* et d'*électrode diffuse*, qui sont purement descriptifs et n'impliquent aucune hypothèse.

Des précédentes constatations résulte la nécessité de soumettre à révision l'interprétation des faits obtenus avec la méthode unipolaire. Les conditions d'excitation sont évidemment différentes suivant que l'électrode différenciée est négative ou positive : tantôt, en effet, l'électrode physiologiquement active sera constituée par une électrode à forte densité, placée au contact du nerf ou dans son voisinage immédiat; tantôt, au contraire, elle sera constituée par le contact du nerf, sur une large étendue, avec une masse considérable de tissus, au niveau de laquelle pourront s'effectuer des dérivations secondaires du courant et d'importants phénomènes de polarisation. Aussi n'est-il pas étonnant d'observer des différences de réaction du tissu excitable, suivant que l'électrode différenciée est

positive ou négative. Le chapitre suivant apportera, à cet égard, quelques précisions : mais dès maintenant, il est évident, d'après ce qui précède, que les différences en question doivent être ramenées à l'un des facteurs précédents, mais ne peuvent, en aucun cas, être décrites, ainsi qu'on le fait si fréquemment, comme définissant, pour une seule et même variation du courant (fermeture ou ouverture), une excitabilité du tissu vis-à-vis de l'excitation anodique et une excitabilité vis-à-vis de l'excitation cathodique.

CHAPITRE II

COMPARAISON DES EXCITATIONS BIPOLAIRE ET MONOPOLAIRE

Ayant acquis, au cours du chapitre précédent, la certitude que la localisation des excitations est, quel que soit le dispositif expérimental utilisé, complètement conforme à la loi de Pflüger, nous poursuivrons, dans ce chapitre, la comparaison entre l'excitation bipolaire et l'excitation monopolaire, pour montrer qu'en définitive il est impossible de trouver aucun caractère permettant de différencier qualitativement ces deux procédés et que, seule, la densité variable du courant au niveau des électrodes peut rendre compte des divergences observées entre eux. Une telle étude est d'autant moins inutile que certaines constatations à priori pouvaient faire supposer, au contraire, que la présence d'une électrode diffuse entraînait l'existence de certaines conditions spéciales. Telle est, en particulier, la différence des valeurs observées, pour un même tissu, entre les chronaxies correspondant, l'une au pôle négatif différencié, l'autre au pôle positif différencié.

Dans cette étude, mon premier soin va être de localiser, de situer, d'une façon plus précise qu'il n'a été fait jusqu'ici, l'électrode physiologique diffuse dans un dispositif simple d'excitation monopolaire. Ayant acquis, de la sorte, une connaissance plus exacte et plus approfondie de la distribution du courant dans le nerf, je montrerai comment s'explique, d'une façon simple, l'ordre d'apparition des secousses en

excitation unipolaire, tant dans le cas simple envisagé que dans celui, plus complexe, où l'excitation porte sur l'appareil neuro-musculaire d'un organisme intact. Enfin, dans un dernier paragraphe, j'étudierai les causes desquelles relève la différence des chronaxies déterminées successivement avec l'anode et avec la cathode comme pôle différencié.

LOCALISATION PRÉCISE DE L'ÉLECTRODE PHYSIOLOGIQUE DIFFUSE

J'ai montré, par les nombreuses expériences qui ont été exposées plus haut, que l'anhydride carbonique était un agent des plus commodes pour localiser les excitations. Son emploi rend, en particulier, très facile la démonstration du fait que l'excitation de fermeture se produit toujours au niveau de l'électrode négative; il permet, en outre, comme on va le voir, de faire un pas de plus dans la localisation du processus d'excitation (1). En effet, nous en arrivons à dire que l'excitation de fermeture se produit, quand l'électrode différenciée est positive, à la cathode diffuse; mais nous n'avons pas, jusqu'ici, précisé où se trouve réellement cette cathode diffuse. Dans le dispositif d'excitation habituellement utilisé dans ces expériences, l'une des électrodes instrumentales (électrode différenciée) est placée sur le nerf mis à nu; l'autre est au contact de la masse musculaire, ou aboutit à la solution physiologique baignant le muscle. Dans de telles conditions, il y a lieu de se demander à quel niveau du tronc nerveux ou de ses ramifications se trouvent les électrodes physiologiques.

D'après la conception de Nernst (2), le processus d'excitation est conditionné par une variation de concentration au niveau d'une membrane hémiperméable de la fibre nerveuse; autrement dit, il a son point de départ dans la polarisation d'une membrane placée en travers du conducteur électrolytique parcouru par le courant. Or il est clair que dans les por-

(1) H. CARDOT. — *Soc. de Biologie*, 23 mars 1912; *Journ. de Physiol. et de Path. gén.*, juillet 1912.

(2) W. NERNST. — *Pflüger's Archiv*, CXXII, 1908, p. 273.

tions du nerf où le courant chemine suivant la direction des cylindraxes, il n'existe pas de membranes placées transversalement par rapport à lui, et au niveau desquelles pourraient se produire des variations de concentration ionique ou saline. Les véritables électrodes physiologiques sont donc les lieux des points où le courant traverse, avec une densité suffisante pour être efficace, des membranes hémiperméables, c'est-à-dire, en définitive, les endroits où il pénètre dans les fibres nerveuses et ceux où il les quitte.

Au niveau de l'électrode différenciée, il y a évidemment coïncidence des électrodes instrumentale et physiologique : en douterait-on que, parmi les expériences précédentes, celles où l'action du gaz carbonique est circonscrite à la région de l'électrode différenciée le démontreraient d'une façon très nette. Affirmer ce point, revient à dire qu'au niveau de cette électrode instrumentale différenciée, chaque fibre nerveuse est abordée par le maximum possible de lignes de force, celles-ci restant ensuite parallèles à la direction des fibres dans tout le trajet du tronc nerveux mis à nu. Au contraire, dès que le nerf atteint la masse musculaire, conducteur électrolytique, il se peut que les lignes de force cessent immédiatement d'être parallèles à la direction des fibres nerveuses, les abandonnent et s'étalent dans le tissu musculaire. Mais il se peut aussi que le courant continue à suivre, en majeure partie, ces fibres à l'intérieur du muscle. Ceci pourrait être solutionné par la connaissance précise de la conductibilité des deux tissus. En l'absence de cette donnée, l'analyse expérimentale peut venir à notre aide.

Donc, de deux choses l'une : ou les lignes de force et les fibres nerveuses se séparent dès le contact du nerf et du muscle, ce dernier fonctionnant comme conducteur électrolytique ordinaire, ou, au contraire, elles continuent à coïncider, tandis que le tronc nerveux se ramifie à l'intérieur de la masse musculaire. Dans le premier cas, l'électrode physiologique diffuse, au niveau d'une surface de contact banale du tronc nerveux et d'un conducteur électrolytique (tissu musculaire), serait en tous points comparable, à la surface près, à l'électrode différenciée ; tandis que, dans le deuxième cas, l'électrode diffuse,

située au niveau de la jonction de la fibre musculaire et de la fibre nerveuse, pourrait apporter des conditions particulières, susceptibles de différencier qualitativement l'excitation monopolaire de l'excitation bipolaire. Les deux séries d'expériences qui suivent permettent de donner une réponse précise à la question qui vient d'être formulée.

Le circuit d'excitation et le dispositif général de l'expérience restent identiquement les mêmes que ceux qui ont été décrits plus haut (fig. 2). L'appareil neuro-musculaire (sciatique et gastrocnémien de grenouille) est préparé d'une façon un peu différente : le sciatique est disséqué et isolé depuis la région lombaire jusqu'au milieu de la cuisse ; on sectionne cette dernière par le milieu et on conserve, avec le nerf, la moitié inférieure de la cuisse et le muscle gastrocnémien. Le contact du nerf et de la masse musculaire est donc au point où le sciatique pénètre dans la partie inférieure de la cuisse.

I. — La préparation est disposée comme la représente la figure 18, A, en sorte que le gastrocnémien et les ramifications que lui envoie le sciatique puissent être soumis à l'action de CO_2 , l'électrode instrumentale non différenciée est également à l'intérieur de l'enceinte ; au contraire, le contact du tronc nerveux et de la masse musculaire de la cuisse se trouve à l'air libre, de même que la région de l'électrode différenciée (électrode impolarisable de Lapicque).

Expérience du 5 mars 1912. — Rana temporaria (fig. 18, B).

HEURES.	ÉLECTRODE NERVEUSE +		ÉLECTRODE NERVEUSE —	
	Rheobase (en volts).	Chronaxie (en farads 10^{-8}).	Rheobase (en volts).	Chronaxie (en farads 10^{-8}).
10,40	0,31	11	0,08	14-15
10,41 CO_2				
10,45	0,35	12-13	0,12	13-14
10,53	0,35	11-12	0,14	12-13
10,58	0,37	10-11	0,15	10-11
11,0 Air				
11,5	0,33	10-11	0,15	10-11
11,12	0,34	10-11	0,17	9-10

Expérience du 18 mars 1912. — *Rana temporaria* (fig. 18, C).

HEURES.	ÉLECTRODE NERVEUSE +		ÉLECTRODE NERVEUSE —	
	Rhéobase (en volts).	Chronaxie (en farads 10^{-8}).	Rhéobase (en volts).	Chronaxie (en farads 10^{-8}).
11,37.....	0,44	10-11	0,18	15-16
11,38 CO ₂ .				
11,41.....	0,41	10-11	0,18	16-17
11,47.....	0,38	10-11	0,18	15-16
11,52.....	0,36	9-10	0,20	13-14
11,57.....	0,37	9-10	0,21	12-13
11,58 Air.				
12,5.....	0,31	8-9	0,19	12-13

De ces deux expériences résulte clairement que le muscle peut être placé pendant un temps assez long, vingt minutes

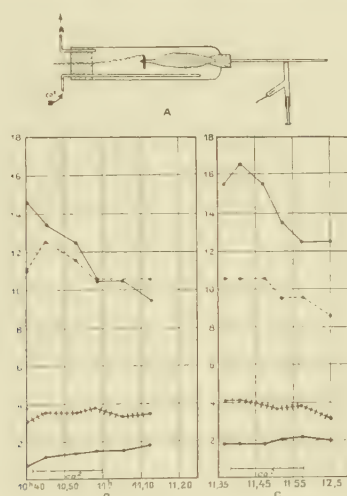


Fig. 18. — A, dispositif expérimental. — B, C, valeurs des caractéristiques de l'excitabilité (en abscisses, les temps; en ordonnées, les valeurs des rhéobases et des chronaxies).

— Rhéobase } électrode nerveuse —.
 — Chronaxie }
 +++++ Rhéobase } électrode nerveuse +.
 Chronaxie }

pour les cas envisagés, dans une atmosphère de gaz carbonique, sans que l'on observe aucune modification concomitante des caractéristiques de l'excitabilité. Il est donc légitime de conclure que les deux électrodes physiologiques sont en dehors de la région soumise à l'action envisagée.

Il est ici une remarque qui s'impose: si les caractéristiques de l'excitabilité, rhéobase et chronaxie, ne sont pas altérées, il n'en est pas de même des caractères de la contraction musculaire. Au bout de dix ou quinze minutes d'action du gaz carbonique, la contraction tend généralement à devenir localisée et partielle: c'est dire que les voltages liminaires ne sont plus déterminés d'après un raccourcissement de l'ensemble du gastrocnémien, mais qu'ils correspondent à la première contraction partielle qui apparaît dans le muscle pour des excitations d'intensités croissantes. Le même fait se manifestait aussi parfois dans certaines expériences du chapitre I, quoique moins net, par suite d'une action moins prolongée de l'anhydride carbonique.

II. — Le nerf, avec l'électrode différenciée (fil d'argent chloruré), et la partie inférieure de la cuisse sont, cette fois, dans la chambre à circulation gazeuse. Le muscle, placé au contact d'une électrode impolarisable de Lapicque, est à l'air libre (fig. 19, A).

Expérience du 6 mars 1912. — Rana temporaria (fig. 19, B).

HEURES.	ÉLECTRODE NERVEUSE +		ÉLECTRODE NERVEUSE —	
	Rhéobase (en volts).	Chronaxie (en farads 10^{-8}).	Rhéobase (en volts).	Chronaxie (en farads 10^{-8}).
11.0	0,31	10-11	0,21	11-12
11.6	0,28	12-13	0,20	13-14
11.7 CO ₂				
11.13	0,56	8-9	0,88	6-7
11.20	0,67	8-9	1,02	6-7
11.21 Air				
11.30	0,44	10-11	0,42	12-13

Expérience du 18 mars 1912. — Rana temporaria (fig. 19, C).

HEURES.	ELECTRODE NERVEUSE		ELECTRODE NERVEUSE —	
	Rhéobase (en volts).	Chronaxie (en farads 10^{-8}).	Rhéobase (en volts).	Chronaxie (en farads 10^{-8}).
10.53	0,37	8-9	0,11	10-11
10.56 CO ₂				
11.0	0,68	6-7	0,78	5-6
11.2	0,66	6-7	0,92	5-6
11.3 Air				
11.8	0,57	7-8	0,28	8-9
11.11	0,49	8-9	0,17	10-11
11.19	0,46	8-9	0,17	10-11

Dans les conditions de ces deux dernières expériences, il y a, sous l'influence de l'acide carbonique, un mouvement net

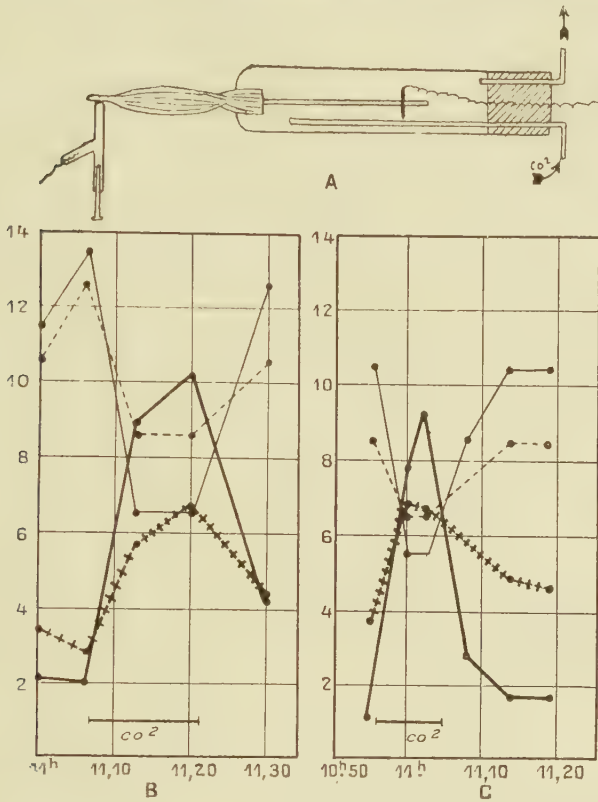


Fig. 19. — A, dispositif expérimental. — B, C, variations des caractéristiques de l'excitabilité.

— Rhéobase } électrode nerveuse —.
 — Chronaxie }
 +++++ Rhéobase } électrode nerveuse +.
 Chronaxie }

et réversible des caractéristiques de l'excitabilité, que l'électrode différenciée soit positive ou négative. Par conséquent, c'est que les deux électrodes physiologiques se trouvent, dans le dispositif expérimental utilisé, à l'intérieur de l'enceinte où circule l'anhydride carbonique. La comparaison des résultats obtenus dans les séries I et II montre donc, d'une façon incontestable, que l'électrode diffuse est au contact du tronc nerveux et de la masse musculaire, et non pas dans la profondeur du muscle, à la jonction de la fibre nerveuse et de la fibre musculaire. Pour modifier l'excitabilité à l'électrode diffuse, il suffit,

en effet, que ce contact du sciatique et de la masse musculaire soit soumis à l'action de l'agent utilisé, et il importe peu que la totalité du muscle subisse ou non cet effet.

Il faut noter, toutefois, que l'influence du gaz carbonique modifie moins l'excitabilité de l'électrode diffuse que celle de l'électrode différenciée. Ainsi, dans les deux dernières expériences, la chronaxie, sous l'action du gaz carbonique, diminue de moitié environ quand l'électrode nerveuse est négative, c'est-à-dire active; elle diminue seulement dans le rapport de 1 à 0,7 environ, au contraire, quand c'est l'électrode diffuse qui est négative et active. De même, dans le premier cas, la rhéobase augmente dans le rapport de 1 à 4, et même de 1 à 8, et seulement dans le rapport de 1 à 2 environ dans le second. On trouve également dans le chapitre I^{er}, l'expérience du 24 mars, où la chronaxie varie dans le rapport de 1 à 0,64 avec la cathode comme électrode différenciée, et seulement de 1 à 0,86 avec la cathode diffuse; parallèlement à ceci, la rhéobase devient plus de trois fois plus grande dans le premier cas, et seulement environ double dans le second. Tout ceci se conçoit aisément, si l'on considère que la région de l'électrode nerveuse est directement soumise à l'action de l'acide carbonique. Au contraire, au niveau du contact du nerf et de la masse musculaire, l'électrode physiologique est entourée de tissus qui la soustraient en partie à l'influence de l'atmosphère gazeuse. En réalité, il est bien évident que cette électrode physiologique n'est pas rigoureusement au point où le tronc nerveux entre dans la masse musculaire, mais que, à partir de ce point, et sur une certaine longueur, les lignes de force du champ abandonnent graduellement la direction des fibres nerveuses. L'électrode physiologique n'est donc pas strictement le point de contact du tronc nerveux et de la masse musculaire, mais s'étend, à partir de ce point, sur une certaine étendue du nerf, méritant ainsi parfaitement le qualificatif de *diffuse*. Du moins, les expériences de la série I, dans lesquelles une action prolongée de l'agent considéré sur le muscle, hors la région du contact du nerf et de la masse, reste sans effet, indiquent avec évidence que l'électrode diffuse ne s'étend pas profondément à l'intérieur du muscle.

LOI DES SECOUSSES EN EXCITATION MONOPOLAIRE

Par tout ce qui précède, on arrive à la notion qu'il n'y a, entre l'excitation bipolaire et l'excitation monopolaire, aucune différence fondamentale, et que, par suite, l'intérêt qui s'attache à cette dernière méthode est beaucoup moins considérable qu'on n'a tendance à le croire. En réalité, quel que soit le dispositif utilisé, l'excitation est toujours bipolaire, et tout ce qu'il est possible de réaliser en différenciant au maximum l'une des électrodes, en rendant l'autre aussi diffuse que possible, c'est de diminuer, mais non de supprimer, l'activité de celle-ci vis-à-vis de l'activité de celle-là. Les termes mêmes d'excitation monopolaire ne devraient pas, il me semble, être employés dans ces conditions, et pourraient être remplacés par ceux d'*excitation avec électrodes inégales*.

Ceci posé, si la seule différence entre les deux procédés est une diminution de densité à l'une des électrodes, il est évident que, par la seule considération de ce facteur densité, doivent pouvoir s'expliquer toutes les divergences entre les lois correspondantes d'excitation.

Par l'emploi de l'excitation bipolaire, Ritter, Nobili, Heiddain, puis Pflüger, ont montré dans quel ordre se succèdent les secousses correspondant aux deux sens du courant. Si l'on admet la formule de Pflüger, et les autres d'ailleurs en différent à peine, on voit que la première excitation efficace est la fermeture du courant ascendant, ce que Pflüger a relié à la plus grande excitabilité des parties centrales. Ensuite, une secousse apparaît à la fermeture du courant descendant. Quant aux excitations d'ouverture, celle qui apparaît la première (après la fermeture du courant descendant) c'est celle du courant ascendant.

En excitation monopolaire, d'autre part, l'excitation de fermeture apparaît d'abord quand la cathode est différenciée ; au contraire, l'ouverture apparaît d'abord avec l'anode, et généralement un peu au-dessus du seuil correspondant de fermeture. Cette succession s'explique immédiatement, comme l'ont, entre

autres, remarqué de Watteville (1) et Erb (2). En particulier, supposons avec ce dernier, pour fixer les idées, que la grandeur d'excitation à la cathode, c'est-à-dire pour la fermeture du courant, soit égale à 1 pour une densité forte correspondant au pôle différencié; la grandeur de l'excitation à l'anode, c'est-à-dire pour l'ouverture, se montre toujours plus faible; c'est une constatation expérimentale générale; supposons-la égale à 0,5, pour une densité forte. D'autre part, supposons qu'au pôle physiologique diffus la densité du courant soit égale à la moitié de la densité du pôle différencié; on voit alors que les grandeurs des différentes excitations auront les valeurs suivantes :

Fermeture à la cathode différenciée : 1 ;

Fermeture à la cathode diffuse, c'est-à-dire avec l'anode différenciée : 0,5 ;

Ouverture à l'anode différenciée : 0,5 ;

Ouverture à l'anode diffuse, c'est-à-dire avec la cathode différenciée : 0,25.

C'est précisément dans cet ordre qu'apparaissent les secousses en excitation monopolaire.

Au lieu de diminuer la densité à l'une des électrodes en augmentant simplement la surface de contact avec le tissu excitable, on peut utiliser l'artifice qui a servi à Achelis (3). Cet auteur fait, sur le nerf, de l'excitation tripolaire : une électrode fixe est reliée à l'un des pôles, et, de part et d'autre, sont placées sur le nerf deux électrodes qui sont reliées à l'autre pôle. Dans ce dispositif, le courant, en arrivant au nerf, se bifurque, et de part et d'autre de l'électrode fixe se trouvent des électrodes du signe contraire, mais où la densité du courant est naturellement deux fois moindre. L'électrode fixe a ainsi une efficacité plus considérable que les pôles du signe opposé, et elle est comparable à l'électrode différenciée de l'excitation monopolaire. L'ordre d'apparition des secousses est d'ailleurs effectivement le même qu'en excitation monopolaire.

Il y a lieu ici d'adresser quelques critiques à la formule par laquelle les électrothérapeutes résument la loi d'excitation. Ils

(1) DE WATTEVILLE. — *Brain*, III, 1880.

(2) ERB. — *Traité d'électrothérapie* (trad. française, A. Rueff, 1884, p. 76).

(3) W. ACHELIS. — *Pflüger's Archiv*, CVI, 1903, p. 329.

désignent par les abréviations NFS et PFS les secousses de fermeture qui correspondent respectivement au pôle négatif différencié et au pôle positif différencié. De même, POS et NOS représentent les secousses d'ouverture correspondant au pôle positif différencié et au pôle négatif différencié. Ce qu'indique leur formule, c'est non l'ordre d'apparition de ces excitations, mais la grandeur des secousses pour une intensité constante et suffisante pour les obtenir toutes les quatre. Avec une telle intensité, c'est NFS qui est la plus forte ; ensuite vient PFS, puis POS et NOS, et l'on écrit :

$$\text{NFS} > \text{PFS} > \text{POS} > \text{NOS}.$$

Or, de fait, ce qu'on mesure dans les opérations courantes, ce n'est jamais la grandeur des différentes secousses pour un même courant fort, c'est essentiellement la valeur des différents seuils. Or, ces hauteurs de seuils se classent, naturellement, en sens inverse des hauteurs des secousses, c'est-à-dire qu'il faudrait écrire :

$$\text{Seuil NFS} < \text{seuil PFS} < \text{seuil POS} < \text{seuil NOS}.$$

On voit immédiatement à quelle confusion on est conduit si l'on utilise de semblables formules.

Il semble qu'en réalité il faille adopter une formule qui corresponde à la manière d'opérer, c'est-à-dire qui résume l'ordre d'apparition des seuils, bien plutôt que les grandeurs relatives des secousses à intensité constante, grandeurs que, de fait, on ne détermine presque jamais.

Mais il y a plus : l'usage des termes PFS et NOS doit paraître complètement vicieux, si l'on considère qu'il n'existe ni excitation de fermeture au pôle positif, ni excitation d'ouverture au pôle négatif. Sans doute peut-on alléguer qu'il n'y a là qu'un moyen de rappeler que les excitations en question ont été obtenues avec un pôle différencié, positif pour la première, négatif pour la seconde. Malgré tout, ces termes comportent une ambiguïté fâcheuse. Je propose donc, d'accord avec H. Laugier, d'utiliser les symboles simples suivants : le seuil de la fermeture obtenu avec une cathode différenciée est désigné par la lettre F ; le seuil d'ouverture obtenu avec l'anode différenciée, par O ; le seuil de fermeture obtenu avec le pôle

différencié positif, par F' , et, enfin, celui d'ouverture obtenu avec le pôle différencié négatif, par O' . De cette façon, F et O correspondent aux excitations se produisant à l'électrode différenciée, F' et O' à celles qui ont lieu à l'électrode diffuse. Et l'ordre normal d'apparition de ces quatre seuils est résumé dans la formule :

$$F < F' < O < O'.$$

C'est elle qui me servira désormais d'une façon constante au cours de cet exposé, comme étant une expression logique des faits expérimentaux.

Avant de clore ces considérations relatives à la loi normale d'excitation dans le dispositif dit unipolaire, je vais insister sur quelques particularités présentées par l'application de ce procédé à l'homme. L'excitation unipolaire de l'appareil neuromusculaire se pratique généralement, en électrothérapie, de la façon suivante : une large électrode instrumentale, à laquelle correspond l'électrode physiologique diffuse, est placée en un point quelconque du corps, par exemple dans la région dorsale ; au contraire, une électrode à petite surface est posée, soit sur le trajet du nerf, soit en un endroit du muscle désigné sous le nom de *point moteur*. Ce point est recherché en promenant à la surface du muscle l'électrode à petite surface, prise généralement pour cette recherche comme cathode, et en faisant arriver à l'organe des excitations capables de provoquer de petites contractions. On détermine ainsi, pour le muscle donné, le point où l'excitabilité est maxima. Ce point électif coïncide avec l'entrée du tronc nerveux dans la masse musculaire. Par conséquent, l'électrode à forte densité est, dans ces conditions, au point moteur, c'est-à-dire sur le tronc nerveux à son entrée dans le muscle. C'est donc à ce niveau que se produit l'excitation de fermeture dans le cas supposé où l'électrode différenciée est négative. Quant à l'électrode diffuse, elle est en un point différent du nerf, point qu'il est impossible de deviner *a priori*, étant donnée la grande complexité des conditions de l'excitation portant sur un organisme intact. Or, si, au contraire, on prend comme électrode différenciée l'anode, c'est à l'électrode diffuse que se produira l'excitation, et celle-ci aura son

maximum d'effet quand la densité du courant à cette électrode diffuse, située dans une région inconnue du nerf, sera la moins faible possible. En déplaçant l'électrode différenciée positive à la surface du muscle, on modifie la distribution des lignes de force du champ à l'intérieur des tissus; on peut donc faire varier la densité à l'électrode nerveuse diffuse et déterminer pour quelle position de l'anode l'excitation de fermeture a son effet maximum. A première vue, il n'y a aucune raison pour que cette position coïncide avec le point moteur déterminé avec la cathode différenciée, mais de fait, en collaboration avec Bourguignon et Laugier, j'ai constaté que le point moteur du muscle est exactement le même, qu'il soit déterminé avec l'anode ou avec la cathode comme électrode différenciée (1). La seule explication valable est, je pense, d'admettre que, quelle que soit la position de l'électrode instrumentale diffuse, lorsque l'électrode différenciée est au point moteur, l'électrode physiologique diffuse est dans son voisinage immédiat, vraisemblablement dans la région où le tronc nerveux a pénétré dans la masse musculaire; et l'on conçoit que c'est seulement quand la première est au point moteur que le maximum de densité est réalisé à cette seconde électrode nerveuse. D'ailleurs, il paraît que d'autres faits témoignent aussi que l'électrode physiologique diffuse est sur le tronc nerveux après qu'il a pénétré dans le muscle, lorsque l'électrode différenciée est au point moteur, la seconde électrode instrumentale étant en un point quelconque du corps. Ce sont des observations de Bourguignon, Huet et Laugier (2) qui montrent que, dans certains cas pathologiques, l'électrode diffuse étant par exemple dans la région dorsale, en plaçant l'électrode différenciée sur le nerf, on obtient, qu'elle soit positive ou négative, une secousse rapide du muscle; en la plaçant sur le muscle, en dehors du point moteur, il apparaît, quel que soit son signe, une secousse lente, au moins aux intensités faibles (il faut remarquer qu'il s'agit de cas pathologiques, où l'excitabilité du nerf doit être diminuée beaucoup plus que celle du muscle, de sorte que le muscle répond d'abord

(1) G. BOURGUIGNON, H. CARDOT et H. LAUGIER. — *Soc. de Biol.*, 13 juillet 1912.

(2) BOURGUIGNON, HUET et LAUGIER. — *Congrès pour l'avancement des sciences*, Dijon, 1914.

seul quand l'excitation porte à la fois sur le nerf et sur le muscle. Enfin, en la posant au point moteur, on obtient une secousse rapide, avec l'électrode différenciée négative, et une secousse lente avec l'électrode différenciée positive. Donc, quand les deux excitations se produisent sur le nerf en dehors du muscle (premier cas), les secousses obtenues sont rapides; quand, au contraire, il est vraisemblable que les deux électrodes physiologiques sont dans le muscle (deuxième cas), les réponses sont lentes; dès lors, le troisième cas s'explique aisément: quand la cathode est au point moteur, l'excitation a lieu à son niveau, c'est-à-dire sur le tronc nerveux; quand l'anode est en ce point, la cathode est à l'intérieur du muscle (c'est-à-dire que l'excitation porte à la fois sur le muscle à excitabilité peu diminuée et sur le nerf hypoexcitable), et la réponse a les mêmes caractères que dans le deuxième cas.

Il convient de signaler ici la conception de Wiener (1), appuyée d'ailleurs par d'intéressantes expériences, et selon laquelle l'électrode diffuse, dans les conditions d'excitation unipolaire de l'électrothérapie, serait située aux extrémités du muscle, constituant des lieux de convergence des lignes de force. Je pense que cette idée n'est exacte que lorsque les ramifications nerveuses deviennent très hypoexcitables et que l'excitation tend à devenir purement musculaire. Dans un tel cas, j'aurai en effet à montrer plus loin que l'excitation paraît avoir son maximum d'effet quand l'électrode différenciée est posée sur le tendon. Mais, lorsque l'excitabilité est normale, la coïncidence constatée des points moteurs déterminés avec la cathode et avec l'anode, si elle ne me paraît nullement incompatible avec la notion d'excitation de fermeture toujours cathodique, me force à admettre que l'électrode physiologique diffuse est située, non aux extrémités du muscle, mais très près de l'entrée du tronc nerveux dans ce dernier.

L'idée que l'excitation se produit toujours à la cathode, tantôt diffuse, tantôt différenciée, permet de rendre compte immédiatement du fait connu sous le nom d'*inversion artificielle* (2). Considérons, en effet, le cas où l'électrode différenciée

(1) WIENER. — *Deutsch. Arch. f. Klin. Med.*, LX, p. 264.

(2) Voy. en particulier E. HUET. — Application de l'électricité au diagnostic

est placée sur le muscle, en dehors du point moteur, c'est-à-dire en somme en dehors du trajet du tronc nerveux. Dès lors, le courant va aborder le nerf et ses ramifications par l'ensemble du tissu musculaire, et l'électrode physiologique correspondante pourra avoir une densité très faible. Donc l'excitation se fait par deux électrodes diffuses, et l'effet de l'une pourra l'emporter sur celui de l'autre, d'une façon absolument quelconque.

L'expérience suivante éclaire parfaitement ces conditions (1).

Expérience du 18 juin 1912. — Excitation du biceps de l'homme normal. Electrode diffuse dans le dos, électrode différenciée sur le point moteur du muscle ou en dehors. On fait les excitations par un choc d'induction correspondant à l'ouverture du circuit primaire, et on détermine les quantités d'électricité nécessaires pour obtenir le seuil (2, successivement avec la cathode et avec l'anode comme pôle différencié.

ÉLECTRODE DIFFÉRENCIÉE :		NÉGATIVE.	POSITIVE.
Au point moteur.....		4,85	6,7
En dehors du point moteur.	Face antérieure du biceps,		
	tiers inférieur.....	17,4	48,7
	Face antérieure du biceps, tiers moyen.....	20,0	44,52

On voit qu'en écartant l'électrode différenciée du point moteur, le seuil s'élève beaucoup plus pour le pôle négatif que pour le positif. Ceci revient à dire que la densité à l'électrode physiologique diffuse varie relativement peu; au contraire, elle diminue énormément à l'autre électrode, qui devient de moins en moins différenciée et dont finalement l'efficacité peut devenir moindre que celle de l'électrode diffuse (*inversion artificielle*).

Huet, dans une note (3), a donné de ce phénomène une explication identique à peu près à la précédente, en disant qu'il était dû à l'action de pôles virtuels. Néanmoins, il n'était pas inutile de s'arrêter, dans cet exposé, sur l'inversion artificielle, pour montrer combien elle cadre avec notre conception de l'excitation polaire.

et au traitement des maladies du système nerveux (Extrait de la *Pratique neurologique*, Paris, Masson).

(1) BOURGUIGNON, CARDOT et LAUGIER. — *Loc. cit.*

(2) Voir BOURGUIGNON et LAUGIER. — *Bull. Soc. Électrothérapie et Radiologie*, mai 1911.

(3) DEBOVE et ACHARD. — *Manuel de diagnostic*, 1900, p. 472.

MESURE DE LA CHRONAXIE EN EXCITATION BIPOLAIRE ET EN EXCITATION MONOPOLAIRE (1)

Dans quelle mesure les caractéristiques de l'excitabilité précédemment définies sont-elles indépendantes du sens du courant, de sa densité aux électrodes ? Sur ce sujet, j'ai pu, en collaboration avec H. Laugier, apporter quelques documents expérimentaux, sans avoir d'ailleurs complètement résolu cette question, qui me paraît inséparable de certains phénomènes encore mal connus, à savoir : une relation qui paraît bien exister entre la rhéobase et la chronaxie, d'une part, et l'influence de la longueur du segment interpolaire sur les valeurs absolues de ces deux paramètres, d'autre part.

I. *Valeur de la chronaxie déterminée en excitation dite monopolaire.* — Déjà dès 1901 Weiss (2) avait signalé des différences dans les valeurs du rapport $\frac{a}{b}$, tiré de la loi $Q = a + bt$, selon que le pôle différencié est positif ou négatif. Il semblait que le rapport $\frac{a}{b}$ fût en général plus petit avec le pôle différencié positif que dans le sens inverse du courant. Lapicque, ayant recherché cette différence, ne l'a pas retrouvée et a été amené à conclure que la chronaxie était indépendante du sens du courant et de la différenciation de telle ou telle électrode. En réalité, comme la suite le montrera, cette affirmation est généralement justifiée en opérant un certain temps après que la préparation neuro-musculaire a été disséquée et placée sur les électrodes. Or, c'est précisément dans ces conditions qu'il convenait de se placer pour obtenir une excitabilité peu variable qui permet de déterminer la relation entre la durée de passage et l'intensité du courant, et d'avoir, par suite, la valeur du paramètre chronologique. A ce moment, en effet, le second des auteurs cités n'avait pas encore indiqué le procédé rapide par lequel la chronaxie peut être directement obtenue, et, par suite, déterminée même pendant un stade d'excitabilité

(1) Les recherches relatées dans ce paragraphe ont été faites en collaboration avec H. LAUGIER et n'ont pas, jusqu'ici, été publiées.

(2) G. WEISS. — *Soc. de Biologie*, 8 juin 1901.

variable. Donc, la différence signalée par Weiss ne pouvait pas se retrouver dans les déterminations de Lapicque qui cherchait, avant tout, à obtenir une excitabilité invariable. En outre, on le verra plus loin, la différence s'atténue beaucoup si l'excitation est faite par deux électrodes identiques, posées sur le nerf à peu de distance l'une de l'autre. Au contraire, en opérant systématiquement sur des préparations très fraîches, comme nous l'avons fait, et en faisant l'excitation à l'aide de deux électrodes aussi distantes que possible l'une de l'autre, l'une sur le nerf, l'autre sur le muscle, on constate d'importantes différences dans la valeur des deux paramètres, selon que le pôle différencié est positif ou négatif. Bien entendu, l'excitabilité est, dans ces conditions, très variable, et on ne peut que rarement déterminer une loi complète d'excitation.

Déjà dans les chiffres expérimentaux fournis au chapitre I^{er}, on constate, de façon évidente, que les caractéristiques de l'excitabilité, déterminées dans le dispositif dit monopolaire, sont très différentes, selon le signe du pôle différencié en contact avec le nerf, surtout dans les premiers instants qui suivent la dissection et l'isolement de la préparation. Voici d'ailleurs d'autres déterminations faites, comme les précédentes, sur des tissus très frais. Dans toutes ces expériences, le nerf est séparé des centres par section au niveau des racines lombaires et posé sur l'électrode différenciée, constituée soit par un fil d'argent chloruré, soit par une électrode impolarisable de Lapicque, obturée à son extrémité par une mèche de coton effilée en pinceau et touchant le nerf par une surface aussi petite que possible. L'électrode diffuse est réalisée en plaçant la seconde électrode instrumentale au contact du tendon ou de la masse musculaire. Quant au circuit d'excitation, il reste, sauf indications contraires, identiquement le même que celui décrit à la page 15 (fig. 2). Dans un grand nombre de cas, on a vérifié, au début et à la fin de l'expérience, l'égalité électrique des deux électrodes utilisées, pour s'assurer qu'aucune force électromotrice due à une pile de concentration n'interférait avec la force électromotrice d'excitation.

Expérience du 17 novembre 1911. — Sciatique et gastrocnémien de *Rana esculenta*. $t = 15^{\circ}$.

HEURES.	ELECTRODE NERVEUSE +		ELECTRODE NERVEUSE —	
	Rhéobase (en volts).	Chronaxie (en farads 10^{-8}).	Rhéobase (en volts).	Chronaxie (en farads 10^{-8}).
2,30	0,52	5-6	0,17	8-9
3,0	0,38	6-7	0,17	8-9
3,20	0,31	7-8	0,22	8-9
3,45	0,29	7-8	0,22	8-9

Expérience du 21 novembre 1911. — Sciatique et gastrocnémien de *Rana esculenta*. $t = 13^{\circ},5$.

HEURES.	ÉLECTRODE NERVEUSE +		ÉLECTRODE NERVEUSE —	
	Rhéobase (en volts).	Chronaxie (en farads 10^{-8}).	Rhéobase (en volts).	Chronaxie (en farads 10^{-8}).
2,25	0,49	5-6	0,24	10-11
2,30	0,49	5-6	0,24	10-11
2,50	0,43	6-7	0,25	9-10

Expérience du 24 novembre 1911. — Sciatique et gastrocnémien de *Rana esculenta*. $t = 13^{\circ},5$ (fig. 20).

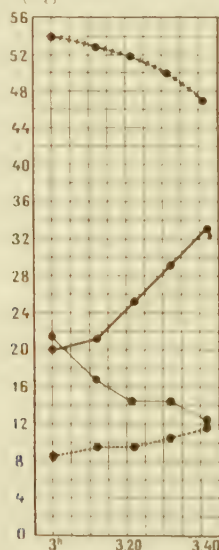


Fig. 20. — Caractéristiques de l'excitabilité.

— Rhéobase } électrode nerveuse —.
 — Chronaxie }
 ++ ++ Rhéobase } électrode nerveuse +.
 ... Chronaxie }

HEURES.	ÉLECTRODE NERVEUSE +		ÉLECTRODE NERVEUSE —	
	Rhéobase (en volts).	Chronaxie (en farads 10^{-8}).	Rhéobase (en volts).	Chronaxie (en farads 10^{-8}).
3,0	0,54	8-9	0,20	21-22
3,12	0,53	9-10	0,21	16-17
3,22	0,52	9-10	0,25	14-15
3,32	0,50	10-11	0,29	14-15
3,41	0,47	11-12	0,33	12-13

Expérience du 27 novembre 1911. — Sciatique et gastrocnémien de *Rana esculenta*. $t = 9^{\circ}$.

HEURES.	ÉLECTRODE NERVEUSE +		ÉLECTRODE NERVEUSE —	
	Rhéobase (en volts).	Chronaxie (en farads 10^{-8}).	Rhéobase (en volts).	Chronaxie (en farads 10^{-8}).
9,57	0,29	14-15	0,25	20-21
10,9	0,33	12	0,25	18-19
10,21	0,36	11-12	0,27	13-14
10,32	0,37	10-11	0,28	12-13

Expérience du 14 novembre 1911. — Sciatique et tibial postérieur de *Rana esculenta*. $t = 12^{\circ},5$.

Dans cette recherche, le circuit d'excitation diffère de celui des autres expériences : la chronaxie est déterminée au rhéotome balistique de Weiss et le dispositif est celui décrit au chapitre V, p. 183 (fig. 43).

On trouve, dans ces conditions, les valeurs suivantes pour les paramètres de l'excitabilité :

a) Avec l'électrode nerveuse positive, la rhéobase est, en volts, $0^{\circ},53$; la chronaxie, en secondes, est $0^{\circ},00019$.

b) Avec l'électrode nerveuse négative, la rhéobase est $0^{\circ},14$; la chronaxie, $0^{\circ},00038$.

Sur quelques rares préparations, il est possible de trouver, pendant le stade où s'affirme la différence des chronaxies dans les deux sens du courant, une stabilité suffisante de l'excitabilité pour étudier d'une façon complète la relation entre l'intensité liminaire et la durée de passage du courant. On détermine, à cet effet, le seuil pour des décharges de condensateurs correspondant à différentes capacités. Dans ce cas, la durée de l'excitation est proportionnelle à la capacité uti-

lisée, en opérant à résistance constante. Voici, par exemple, quelques expériences de ce type.

Expérience du 15 novembre 1911. — Sciatique et gastrocnémien de *Rana esculenta*. $t = 11^{\circ},5$.

CAPACITÉS (en farads, 10^{-6}).	ÉLECTRODE NERVEUSE +		ÉLECTRODE NERVEUSE —	
	Voltages limi- naires (en volts).	Quantités, (en coulombs 10^{-8}).	Voltages limi- naires (en volts).	Quantités, (en coulombs 10^{-8}).
0,5	0,64	0,32	0,50	0,25
0,1	0,90	0,09	0,72	0,072
0,03	1,16	0,058	0,96	0,048
0,02	2,04	0,0408	1,60	0,032
0,01	3,20	0,032	2,54	0,0254

La rhéobase est restée constante pendant la durée de l'expérience : à $0^{\circ},48$, avec l'électrode nerveuse positive; à $0^{\circ},38$, avec l'électrode nerveuse négative.

Expérience du 20 novembre 1911. — Sciatique et gastrocnémien de *Rana esculenta*. $t = 10^{\circ}$.

Au début de l'expérience, la mesure directe des paramètres de l'excitabilité donne les valeurs suivantes :

Électrode nerveuse positive : rhéobase : $0^{\circ},68$; chronaxie : 5-6 farads. 10^{-8} ;

Électrode nerveuse négative : rhéobase : $0^{\circ},34$; chronaxie : 13-14 farads. 10^{-8} ;

On détermine alors les voltages liminaires pour différentes capacités.

CAPACITÉS (en farads, 10^{-6}).	ÉLECTRODE NERVEUSE +		ÉLECTRODE NERVEUSE —	
	Voltages limi- naires (en volts).	Quantités.	Voltages limi- naires (en volts).	Quantités.
0,5	0,80	0,40	0,44	0,206
0,1	1,16	0,146	0,69	0,069
0,05	1,48	0,074	0,95	0,0475
0,02	2,78	0,0496	1,62	0,0324
0,01	4,48	0,0448	»	»

A la fin de la détermination, la rhéobase correspondant à l'électrode nerveuse positive est encore $0^{\circ},68$; celle correspondant à l'électrode nerveuse négative est $0^{\circ},30$.

Si l'on porte ces chiffres en graphique, on obtient deux tracés (fig. 21) sur lesquels on peut déterminer les chronaxies, en cherchant le temps

qui correspond au voltage double du voltage rhéobasique. On trouve 6 farads 10^{-8} , pour le premier cas, et 14 farads 10^{-8} pour le second, ce qui correspond bien aux valeurs trouvées directement.

La préparation est ensuite reprise environ une demi-heure après cette

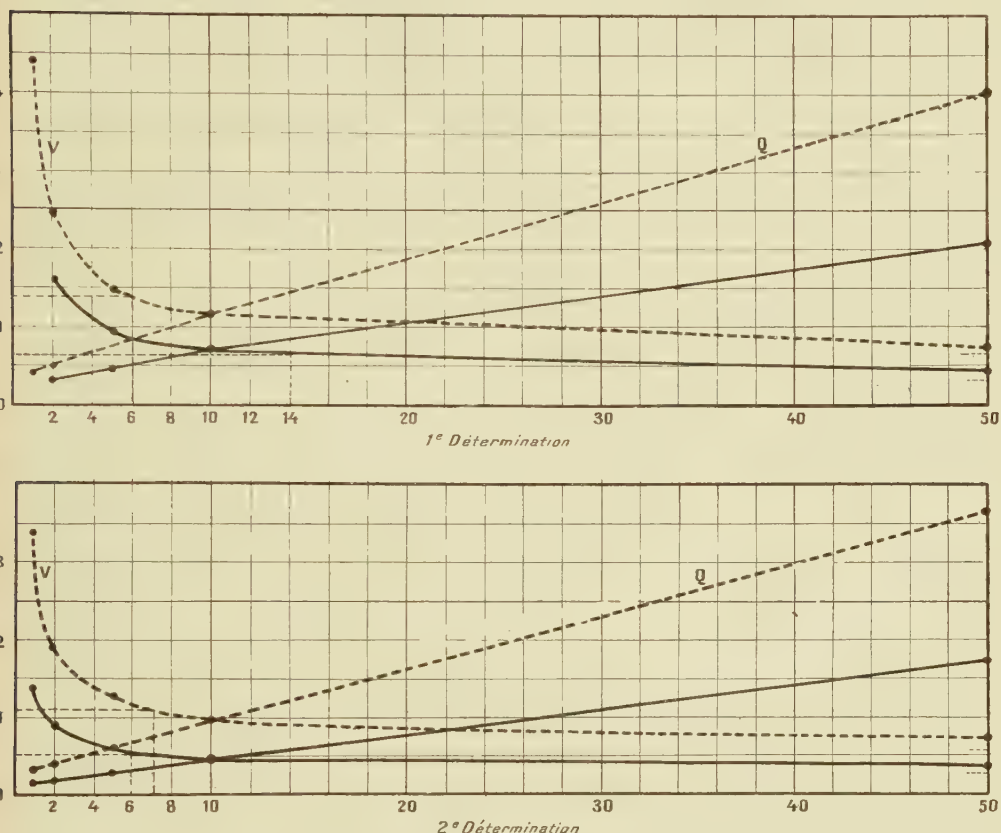


Fig. 24. — Loi des voltages et des quantités en fonction de la durée de passage.

—— Electrode nerveuse —.

----- Electrode nerveuse +.

(En abscisses, les capacités en farads. 10^{-8} ; en ordonnées, les voltages en volts et les quantités).

première série de déterminations. A ce moment, la mesure directe des chronaxies donne un résultat en sens inverse du précédent :

Électrode nerveuse positive : rhéobase : $0^{\text{v}},54$; chronaxie : 7-8 farads. 10^{-8} .

Électrode nerveuse négative : rhéobase : $0^{\text{v}},27$; chronaxie : 6-7 farads. 10^{-8} .

On obtient, à ce moment, les deux lois d'excitation suivantes :

CAPACITÉS (en farads. 10^{-6}).	ÉLECTRODE NERVEUSE +		ÉLECTRODE NERVEUSE —	
	Voltagés limi- naires (en volts).	Quantités.	Voltage limi- naires (en volts).	Quantités.
0,5	0,74	0,37	0,33	0,165
0,1	0,94	0,094	0,45	0,045
0,05	1,24	0,062	0,57	0,0285
0,02	1,90	0,038	0,86	0,0172
0,01	3,40	0,034	1,39	0,0139

A la fin de l'expérience, les rhéobases sont égales à $0^v,52$ pour l'électrode nerveuse positive, à $0^v,26$ pour l'électrode nerveuse négative.

Les chronaxies mesurées graphiquement sont égales à 7 farads. 10^{-8} dans le premier cas, à 6 farads. 10^{-8} dans le second, ce qui correspond bien aux valeurs trouvées directement au début de la deuxième série de déterminations (fig. 21).

Expérience du 21 décembre 1911. — Sciatique et gastrocnémien de

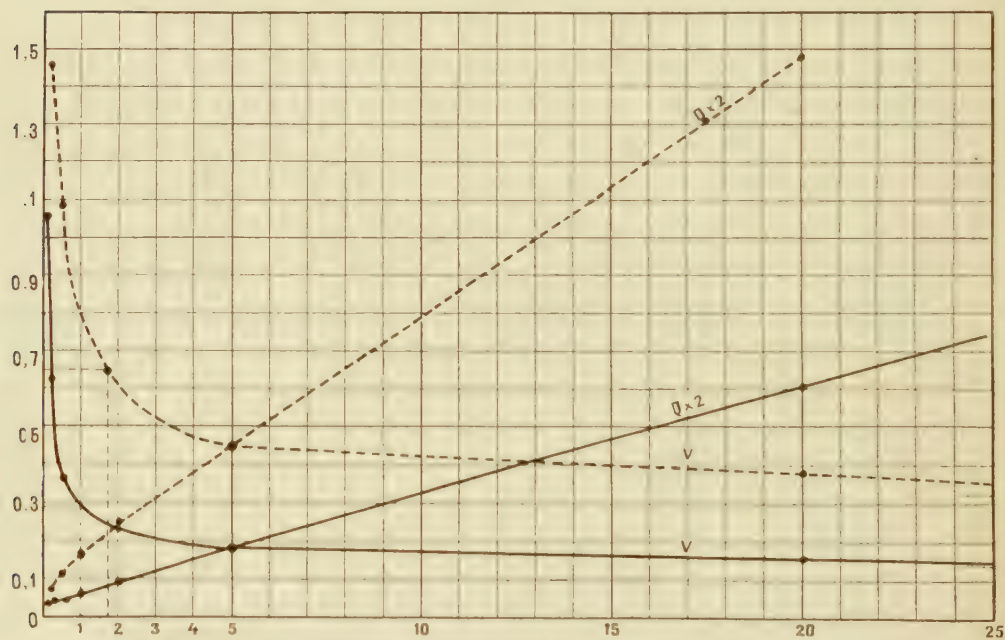


Fig. 22. — Loi des voltages et des quantités en fonction de la durée du passage.

— Électrode nerveuse —.

--- Électrode nerveuse +.

(En abscisses, les capacités en farads. 10^{-7} ; en ordonnées, les voltages en volts et les quantités).

Rana esculenta. — Au début, la mesure de la chronaxie, faite directement par la capacité donnant le seuil pour un voltage de charge double du

voltage rhéobasique, a donné 7-8 farads. 10^{-8} pour l'électrode nerveuse positive, et 10-11 farads. 10^{-8} dans le second cas. Il s'est produit ensuite une augmentation rapide de la première chronaxie, corrélative à un abaissement de la rhéobase correspondante, et c'est seulement après cette modification qu'il a été possible d'effectuer une série de déterminations avec différentes capacités.

À ce moment, les rhéobases étaient $0^{\text{v}},32$ quand l'électrode nerveuse était positive, $0^{\text{v}},14$ quand elle était négative (fig. 22).

CAPACITÉS (en farads. 10^{-6}).	ÉLECTRODE NERVEUSE +		ÉLECTRODE NERVEUSE —	
	Voltages limitaires (en volts).	Quantités	Voltages limitaires (en volts).	Quantités.
2	0,37	0,74	0,15	0,30
0,5	0,45	0,225	0,18	0,090
0,2	0,60	0,120	0,23	0,046
0,1	0,79	0,079	0,28	0,028
0,05	1,08	0,054	0,36	0,018
0,02	1,46	0,0292	0,62	0,0124
0,01	»	»	1,06	0,0106

Expérience du 23 décembre 1911.— Sciatique et gastrocnémien de *Rana esculenta*. $t = 20^{\circ}$.

Les deux chronaxies varient très rapidement ; à 3 h. 40, elles sont pour l'électrode nerveuse + : 6-7 farads. 10^{-8} , et pour l'électrode nerveuse — : 7-8 farads. 10^{-8} ; à 3 h. 50, la première est devenue égale à 10-11 farads. 10^{-8} , la seconde à 5-6.

On détermine à 4 heures la loi d'excitation dans les deux sens du courant. Les rhéobases sont à ce moment $0^{\text{v}},59$ pour l'électrode nerveuse positive, $0^{\text{v}},43$ pour l'électrode nerveuse négative.

CAPACITÉS (en farads. 10^{-6}).	ÉLECTRODE NERVEUSE +		ÉLECTRODE NERVEUSE —	
	Voltages limitaires (en volts).	Quantités.	Voltages limitaires (en volts).	Quantités.
5	0,60	3,0	0,43	2,15
3	0,64	1,82	0,44	1,32
1	0,71	0,71	0,46	0,46
0,5	0,76	0,38	0,52	0,26
0,3	0,85	0,255	0,56	0,168
0,1	1,12	0,112	0,72	0,072
0,05	1,52	0,076	»	»
0,03	1,94	0,0582	1,19	0,0357

À la fin de l'expérience, les rhéobases sont $0^{\text{v}},58$ dans le premier cas, $0^{\text{v}},45$ dans le second.

De cette première série d'expériences, on peut donc conclure que, sur une préparation à nerf séparé des centres par section, il existe des différences dans les valeurs des caractéristiques de l'excitabilité déterminées par la méthode dite unipolaire, selon que le pôle différencié, placé au contact du nerf, est positif ou négatif.

D'une façon générale, sur la préparation très fraîche, la chronaxie déterminée avec le pôle différencié négatif est la plus grande; au contraire, la rhéobase est, dans ces conditions, la plus petite, de sorte qu'à la plus petite rhéobase correspond la plus grande chronaxie. Par vieillissement de la préparation, s'observe le plus souvent l'inversion des valeurs des deux chronaxies : celle déterminée avec le pôle nerveux positif augmente rapidement de valeur, tandis que celle déterminée avec le pôle nerveux négatif reste stable ou diminue. En même temps, il est assez fréquent d'observer un mouvement inverse des rhéobases : celle qui correspond à la cathode nerveuse augmente, tandis que l'autre diminue. Il faut remarquer à ce propos qu'il paraît assez probable, tant d'après ces dernières expériences que d'après celles exposées au chapitre I^{er} sur les variations des deux caractéristiques sous l'influence de la température ou du gaz carbonique, que la rhéobase et la chronaxie d'un tissu déterminé ne varient pas en toute indépendance l'une de l'autre, mais que, au contraire, à une augmentation de la première doit correspondre une diminution de la seconde, et réciproquement. Naturellement cette liaison peut et doit être, dans une foule de cas, complètement masquée. C'est, en particulier, ce qui peut arriver si on détermine, comme il est fait dans nos expériences, non la rhéobase vraie, l'intensité, mais simplement le voltage rhéobasique; car ce dernier peut varier pour une variation légère de la résistance du circuit, sans que la rhéobase soit réellement modifiée. Cette cause d'erreur est facilement évitable, mais nos expériences n'avaient pas pour but l'étude de ce point particulier, et c'est incidemment qu'elles apportent quelques données permettant de supposer que des variations de rhéobase correspondant à des modifications de l'excitabilité du tissu sont corrélatives de variations inverses de la chronaxie. Une telle idée a déjà été exprimée par Hoor-

weg (1), qui en a trouvé confirmation dans certaines expériences de H. Laugier (2) sur les modifications de l'excitabilité sous l'influence de la concentration saline.

Revenons à la constatation qui, pour l'instant, doit être prise en considération. A quoi correspond cette différence observée dans les valeurs des paramètres de l'excitabilité, selon que l'un ou l'autre des pôles est différencié? Comment peut-elle être expliquée? Sans doute, une telle divergence ne serait pas pour surprendre, si l'on admettait avec certains physiologistes, et avec la majorité des électrothérapeutes français, qu'il faut, à la fermeture du courant, tenir compte de l'excitabilité du tissu vis-à-vis de chacun des deux pôles. En effet, s'il s'agissait de deux excitations de nature différente (fermeture cathodique, fermeture anodique), rien d'extraordinaire à trouver, en employant l'une ou l'autre, des paramètres différents de l'excitabilité, et on serait naturellement amené à préciser et à étudier comparativement ces deux sortes d'excitabilité (excitabilité vis-à-vis de l'anode, excitabilité vis-à-vis de la cathode). Il est inutile d'insister sur ce point de vue, bien qu'on tende à lui attribuer une très grande importance dans les recherches électrothérapiques (3), car il est surabondamment démontré dans les pages précédentes qu'une telle conception n'est pas soutenue par les faits expérimentaux, qu'il n'y a, au contraire, jamais semble-t-il, d'excitation de fermeture au pôle positif, mais que toute excitation de fermeture se produit invariablement à la cathode. Dès lors, on peut modifier l'expression des résultats précédents en disant sous une forme concise que, sur la préparation fraîche, la rhéobase est plus petite, la chronaxie plus grande, quand l'excitation se produit à une cathode à forte densité, que quand elle a lieu à une cathode diffuse, quitte à critiquer ensuite cet énoncé à la lumière de nouvelles expériences. Pour les rhéobases, il paraît très naturel que la différence soit dans le sens observé : il est évident que le seuil doit être atteint plus tôt avec une cathode à petite surface, donc à forte densité, qu'avec une

(1) HOORWEG. — *Pflüger's Archiv*, CXXXIII, 1910, p. 161.

(2) H. LAUGIER. — *Journ. de physiol. et de pathol. gén.*, janvier 1910.

(3) Voy. en particulier DOUMER (de Lille). — *Ann. d'électrobiol. et de radiol.*, mars 1911.

cathode large, par suite à densité faible. C'est la formule normale F, F' bien connue des électrothérapeutes, comprise, non dans le sens que F et F' sont les réactions du tissu à deux excitations qualitativement différentes (fermeture cathodique et fermeture anodique), mais dans celui que ce sont les réponses à deux excitations qui ne diffèrent que quantitativement (1).

En revanche, il paraît plus difficile d'admettre que la différence constatée entre les deux chronaxies relève d'une simple question de contact entre l'électrode active et le nerf. À l'inverse de la rhéobase, le paramètre chronologique s'est montré, principalement dans les multiples recherches de L. et M. Lapicque (2), trop largement indépendant des contingences expérimentales, pour qu'on puisse supposer, sans un contrôle rigoureux, qu'il varie avec la différenciation plus ou moins grande de l'électrode négative. D'ailleurs, d'autres facteurs se laissent entrevoir qui pourraient jouer, dans les phénomènes en question, un rôle prépondérant.

II. *Influence possible du sens du courant.* — En 1909, Göthlin (3) a cru démontrer que le sens du courant excitant avait, au point de vue des seuils de l'excitation, une importance considérable. D'expériences nombreuses, il a conclu que le seuil est atteint plus tôt sur le nerf moteur pour le courant qui transporte les ions négatifs dans la direction centrifuge, c'est-à-dire du nerf vers le muscle, que pour le courant inverse. Or, dans la propagation normale de l'influx nerveux moteur, propagation se traduisant par celle d'une onde de négativité fonctionnelle, c'est également dans cette même direction centrifuge que cheminent les ions chargés négativement. Il peut donc, à priori, sembler logique que, pour exciter un nerf moteur par le courant électrique, le but soit plus facilement atteint en choisissant le courant qui fait cheminer les ions

(1) Voy. en particulier EMB. — *Traité d'électrothérapie* (Trad. française par Ad. Rueff, 1884).

(2) L. et M. LAPICQUE. — *Acad. des sciences*, 11 mai 1903, 20 mars 1905 ; *Soc. de biologie*, 4 avril et 25 juillet 1903, 18 mars 1905, 26 mai et 9 juin 1906, 24 juillet 1909 ; *Rev. gén. des sciences*, 15 février 1910.

(3) G. F. GÖTHLIN. — *Skandinavisches Archiv für Physiologie*, 1909, p. 23-100.

négatifs dans le sens de leur déplacement normal. A vrai dire, il me paraît que le résultat des expériences de Göthlin peut s'interpréter simplement par la considération de la densité du courant à l'électrode négative, celle-ci étant alternativement nerveuse et musculaire, et qu'il ne fait que confirmer, une fois de plus, le fait que le seuil est plus tôt atteint en employant une cathode à petite surface qu'une cathode diffuse. Néanmoins, il était intéressant et nécessaire de rechercher si la direction du courant pouvait avoir une influence quelconque sur la chronaxie. Quelques expériences semblent résoudre la question dans un sens négatif.

Expérience du 14 décembre 1911. — Rana esculenta. $t = 15^{\circ}$. Les centres supérieurs et la moelle ont été conservés intacts, un des sciatiques est disséqué à partir de la région lombaire jusqu'au gastrocnémien; une des électrodes repose sur lui par une petite surface; l'autre électrode instrumentale est posée sur la région cervicale.

On constate, dans ce cas, la même différence initiale des chronaxies et

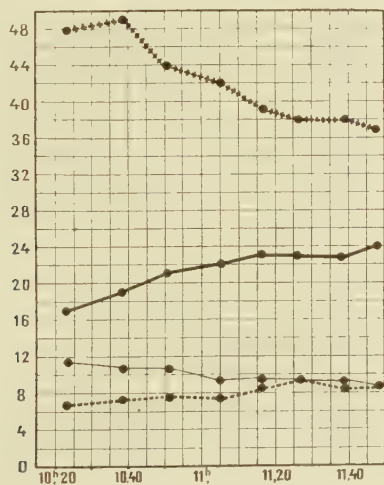


Fig. 23. — Caractéristiques de l'excitabilité.

— Rhéobase } électrode nerveuse —.
 — Chronaxie }
 ++++ Rhéobase } électrode nerveuse +.
 Chronaxie }

la même marche systématique des paramètres en fonction du vieillissement, que dans les expériences précédentes, où l'électrode diffuse était du côté du muscle (fig. 23).

HEURES.	ELECTRODE NERVEUSE +		ELECTRODE NERVEUSE —	
	Rhéobase (en volts).	Chronaxie (en farads. 10^{-8}).	Rhéobase (en volts).	Chronaxie (en farads. 10^{-8}).
10,23	0,48	6-7	0,17	11-12
10,38	0,49	7-8	0,19	10-11
10,51	0,44	7-8	0,21	10-11
11,3	0,42	7-8	0,22	9-10
11,17	0,39	8-9	0,23	9-10
11,27	0,38	9-10	0,23	9-10
11,38	0,38	8-9	0,23	9-10
11,48	0,37	8-9	0,24	8-9

A la suite de cette série de déterminations, l'électrode indifférente est reportée sur le muscle. A ce moment, la mesure des caractéristiques de l'excitabilité donne les résultats suivants :

électrode nerveuse positive : rhéobase : 0^v,11, chronaxie : 10-11
 11^h,53 } farads. 10^{-8} .
 électrode nerveuse négative : rhéobase : 0^v,12, chronaxie : 9-10
 farads. 10^{-8} .

Trois heures après cette première expérience, le second sciatique est également disséqué de la même façon que le premier, et excité à l'aide de deux électrodes, l'une en contact direct avec lui, l'autre placée dans la région cervicale.

HEURES.	ELECTRODE NERVEUSE +		ELECTRODE NERVEUSE —	
	Rhéobase (en volts).	Chronaxie (en farads. 10^{-8}).	Rhéobase (en volts).	Chronaxie (en farads. 10^{-8}).
3,36	0,34	8-9	0,23	9-10
3,46	0,32	8-9	0,22	9-10
4,5	0,28	9-10	0,25	8-9
4,21	0,28	9-10	0,27	7-8
4,36	0,27	8-9	0,28	6-7

A la fin de l'expérience, l'électrode diffuse est reportée à la masse musculaire; on obtient alors les valeurs suivantes pour les deux caractéristiques :

électrode nerveuse positive : rhéobase : 0^v,19, chronaxie : 9-10
 4^h,51 } farads. 10^{-8} .
 électrode nerveuse négative : rhéobase : 0^v,28, chronaxie : 6-7
 farads. 10^{-8} .

Par conséquent, cette double expérience fournit, comme les précédentes, le résultat suivant : la chronaxie déterminée avec l'électrode différenciée positive est, ici encore, initialement plus petite qu'avec l'électrode

différenciée négative. Quand la préparation vieillit, on voit peu à peu cette différence diminuer, s'annuler et reparaitre ensuite en sens inverse; en même temps, les rhéobases dessinent un mouvement symétrique de celui des chronaxies.

Expérience du 16 décembre 1911. — Rana esculenta. Les centres supérieurs ont été détruits, mais la moelle est conservée intacte; le sciatique est disséqué depuis la région lombaire jusqu'au gastrocnémien, solé du reste de la patte. Une des électrodes est au contact du nerf; une seconde repose sur la région cervicale et une troisième est au contact de la masse du gastrocnémien. On fait l'excitation alternativement avec l'électrode nerveuse et l'électrode cervicale, et avec l'électrode nerveuse et l'électrode musculaire, et, dans chacun de ces deux dispositifs, on mesure la rhéobase et la chronaxie dans les deux sens du courant. Par conséquent, l'électrode différenciée restant fixe, l'électrode physiologique diffuse est alternativement au niveau de la région lombaire et au point d'entrée du sciatique dans le muscle.

HEURES.	POSITION de l'électrode diffuse	ÉLECTRODE NERVEUSE +		ÉLECTRODE NERVEUSE —	
		Rhéobase (en volts).	Chronaxie (en farads. 10 ⁻⁸).	Rhéobase (en volts).	Chronaxie (en farads. 10 ⁻⁸).
2,35	Lombaire.	1,14	5-6	0,67	7-8
2,45	Musculaire.	1,22	5-6	0,64	8-9
2,55	Lombaire.	1,12	5-6	0,56	7-8
3,0	Musculaire.	1,02	6-7	0,64	8-9
3,15	Lombaire.	0,96	6-7	0,60	8-9
3,20	Musculaire.	1,08	6-7	0,62	7-8
3,35	Lombaire.	0,82	6-7	0,62	7-8
3,40	Musculaire.	0,80	7-8	0,66	8-9
4,0	Lombaire.	0,86	5-6	0,58	7-8
4,5	Musculaire.	0,80	7-8	0,70	8-9
4,35	Lombaire.	0,82	6-7	0,58	8-9
4,42	Musculaire.	0,72	6-7	0,62	8-9

Retenons de cette expérience le seul enseignement qui s'en dégage d'une façon nette : à savoir que la *différence des chronaxies subsiste, que l'électrode diffuse soit située au muscle ou qu'elle se trouve à la racine du nerf sciatique*; et toujours, comme dans les cas précédents, la chronaxie la plus grande est celle qui correspond à l'excitation se produisant au niveau de l'électrode différenciée. En outre, s'il n'est pas absolument démontré que le paramètre chronologique est indépendant du sens du courant, on ne voit pas non plus apparaître la notion contraire, dans l'expérience précédente. En effet, les valeurs trouvées pour la chronaxie avec l'électrode nerveuse négative

sont sensiblement les mêmes, que l'électrode diffuse soit au muscle ou dans la région lombaire.

Il convient de rappeler ici une intéressante expérience de Charbonnel-Salle (1) qui semble mettre en évidence une influence du sens du courant sur la valeur de la rhéobase. Cet auteur place sur le nerf une cathode fixe et de part et d'autre, et à égale distance d'elle, deux anodes identiques qu'il utilise alternativement. Dans ces conditions, il trouve un seuil plus bas en courant descendant qu'en ascendant. Or, dans les deux cas, l'excitation a dû se produire à la cathode, c'est-à-dire, semble-t-il, au même point du nerf. L'auteur ne pense pas, néanmoins qu'il s'agisse véritablement d'une influence directe du sens du courant. « Si nous écartons, dit-il, toute influence propre au *sens du courant*, si nous admettons d'autre part l'inactivité du pôle positif des courants instantanés très faibles, ainsi que nous l'avons rappelé ci-dessus, il nous reste, pour toute explication, l'influence propre aux différences d'excitabilité des deux régions du nerf, la région supérieure étant plus excitable que l'inférieure sur un nerf récemment sectionné. Mais pour qu'une telle influence puisse s'exercer, il faut nécessairement que l'irritation ait pour siège, non une courte portion du nerf, un point en contact avec l'électrode négative, mais bien une certaine étendue de ce nerf; et l'écart considérable qui se révèle dans l'apparition des secousses nous indique que la région mise en activité doit avoir une assez grande longueur. »

III. *Influence de la distance des électrodes*. — S'il est impossible, pour l'instant, de trancher quelle peut-être exactement l'influence du sens du courant sur la valeur des paramètres de l'excitabilité, il est, du moins, légitime d'affirmer que la forte différence des chronaxies, manifestée dans les séries d'expériences précédentes, ne relève pas de ce facteur. D'ailleurs, en excitation bipolaire, où cette influence pourrait tout aussi bien se manifester qu'en monopolaire, il y a, le plus souvent, identité dans les valeurs des deux chronaxies en courant ascendant et descendant. Ceci est vrai si les deux électrodes sont très rap-

(1) L. CHARBONNEL-SALLE. — *Bibliothèque École Hautes-Études, sect. des Sc. nat.*, t. XXIV.

prochées sur le nerf; au contraire, en prenant deux électrodes identiques interceptant un segment polaire assez long, la différence entre les chronaxies se retrouve généralement, bien que moins grande qu'en monopolaire; néanmoins, il paraît bien probable que, si le sens du courant était un facteur important dans le phénomène étudié, son influence se manifesterait quelle que soit la longueur du segment interpolaire.

L'expérience suivante met en évidence la différence des chronaxies, lorsque, en bipolaire, les électrodes sont suffisamment éloignées l'une de l'autre.

Expérience du 12 décembre 1911. — Sciatique et gastrocnémien de *Rana esculenta*. $t = 17^{\circ},5$. Excitation bipolaire par deux électrodes identiques, posées sur le nerf à 1 centimètre l'une de l'autre.

HEURES.	COURANT DESCENDANT.		COURANT ASCENDANT.	
	Rhéobase (en volts).	Chronaxie (en farads. 10^{-8}).	Rhéobase (en volts).	Chronaxie (en farads. 10^{-8}).
3,10	0,37	8-9	0,21	11-12
3,20	0,28	8-9	0,22	8-9
3,35	0,29	7-8	0,28	7-8
3,40	0,29	8-9	0,34	6-7
4,0	0,29	8-9	0,33	6-7

Ce sont exactement les mêmes résultats que ceux obtenus dans les expériences du paragraphe I^{er}, en homologuant le courant descendant au cas où, en monopolaire, l'électrode nerveuse est positive, et le courant ascendant à celui où elle est négative.

Dans les deux expériences suivantes apparaît le fait, affirmé plus haut, que *la différence des chronaxies tend généralement à s'atténuer ou à disparaître quand les électrodes sont très rapprochées*.

Expérience du 16 décembre 1911. — Sciatique et gastrocnémien de *Rana esculenta*: l'excitation est faite à l'aide d'une électrode fixe en contact avec le nerf, un peu au-dessus du muscle, et d'une seconde électrode placée alternativement à 2^{mm},5 ou à 13^{mm},5 au-dessus de la première.

DISTANCE DES ÉLECTRODES.	COURANT DESCENDANT.		COURANT ASCENDANT.	
	Rhéobase (en volts).	Chronaxie (en farads, 10 ⁻⁸).	Rhéobase (en volts).	Chronaxie (en farads, 10 ⁻⁸).
2mm, 5.....	0,42	6-7	0,52	5-6
13mm, 5.....	0,28	7-8	0,24	9-10
2mm, 5.....	0,37	7-8	0,42	6-7
13mm, 5.....	0,28	7-8	0,20	10-11
2mm, 5.....	0,43	6-7	0,40	6-7
13mm, 5.....	0,32	6-7	0,31	7-8

Expérience du 17 décembre 1911. — Mêmes conditions.

DISTANCE DES ÉLECTRODES.	COURANT DESCENDANT.		COURANT ASCENDANT.	
	Rhéobase (en volts).	Chronaxie (en farads, 10 ⁻⁸).	Rhéobase (en volts).	Chronaxie (en farads, 10 ⁻⁸).
2mm, 5.....	0,42	5-6	0,49	5-6
13mm, 5.....	0,26	7-8	0,30	8-9
2mm, 5.....	0,36	4-5	0,41	4-5
13mm, 5.....	0,34	5-6	0,29	7-8

En résumé, il n'y a plus lieu de distinguer, pour la discussion, le courant bipolaire du monopolaire : *ce qui semble bien importer, en réalité, c'est l'écartement des électrodes sur le nerf.*

Insistons, en outre, pour poursuivre la discussion de cette question compliquée, sur un point qui s'indique très nettement dans toutes les expériences exposées jusqu'ici : *la chronaxie la plus petite est celle qui correspond à la rhéobase la plus élevée et ces deux paramètres semblent varier en sens inverse.*

De quelle façon peut intervenir la longueur du segment interpolaire dans l'excitation galvanique ? Il y a là trois points de vue différents à envisager :

1° L'augmentation de la longueur du segment interpolaire produit une augmentation de résistance, c'est-à-dire, à voltage constant, une diminution de l'intensité de l'excitation.

2° La longueur de ce segment peut influer sur le développement de l'électrotonus le long du nerf. En particulier, il est classique d'admettre que, jusqu'à une certaine limite, les modifications électrotoniques sont d'autant plus fortes que le segment interpolaire est plus long, à condition de compenser

l'augmentation de résistance par une augmentation de voltage, en sorte que l'intensité du courant traversant le nerf reste constante.

3° L'écartement des électrodes peut avoir pour résultat de faire porter, selon le sens du courant, l'excitation en des points du nerf assez éloignés l'un de l'autre pour présenter d'appréciables différences d'excitabilité.

Dans ce dernier cas, la longueur du segment interpolaire n'interviendrait que d'une façon tout à fait indirecte. J'examinerai, dans le paragraphe suivant, ce point de vue particulier. Des deux autres suppositions, la seconde seule mérite d'être prise en considération car L. et M. Lapicque (1) ont montré que le paramètre chronologique est indépendant de contingences expérimentales, telles que la résistance du circuit. Il reste donc, pour l'instant, uniquement à examiner comment la longueur du segment nerveux excité peut, d'une façon directe, exercer une influence sur la valeur des caractéristiques de l'excitabilité.

On trouve déjà, à cet égard, quelques renseignements dans des travaux anciens (2) et particulièrement dans ceux de Villy (3), de Marcuse (4) et de Tschirjew (5) qui concluent que l'allongement du segment interpolaire favorise l'excitation. Plus récemment, une nouvelle confirmation de ce fait a été apportée par Charbonnel-Salle (6). On savait d'ailleurs, depuis Pflüger (7), que les modifications électrotoniques étaient également favorisées par l'allongement du segment interpolaire. J'ai retrouvé d'une façon très nette cette même influence en passant de l'excitation bipolaire, faite par deux électrodes assez rapprochées, à l'excitation monopolaire, c'est-à-dire à un cas où la longueur du segment interpolaire est beaucoup plus

(1) L. et M. LAPICQUE. — *Loc. cit.*

(2) VOY. DU BOIS-REYMOND. — *Untersuchungen über thierische Electricität*, 1849, I, p. 295.

(3) VILLY. — *Pflüger's Archiv*, V, 1871, p. 275.

(4) MARCUSE. — *Verhandl. d. phys.-med. Ges. in Würzburg*, 1877, p. 158.

(5) TSCHIRJEW. — *Archiv für Anatomie und Physiologie*, 1877, p. 369.

(6) L. CHARBONNEL-SALLE. — *Bibliothèque École Hautes-Études; sect. des sc. nat.*, XXIV.

(7) PFLÜGER. — *Untersuchungen über die Physiologie des Electrotonus*, Berlin, 1859.

considérable. Il arrive, en effet, très fréquemment que les seuils de fermeture en bipolaire soient très notablement plus élevés qu'en monopolaire, ou l'un des seuils correspond pourtant, comme on l'a vu, à une électrode diffuse. Cette influence est si grande que, généralement, bien qu'en passant du premier au second cas la résistance augmente du fait de l'allongement du segment interpolaire, la mesure des seuils faite non plus en intensités, mais simplement en lisant les voltages correspondants, donne des valeurs beaucoup plus fortes en bipolaire qu'en monopolaire.

Étant donnée la symétrie maintes fois observée dans les variations de la rhéobase et de la chronaxie, on peut se demander si l'éloignement des deux électrodes, qui tend à abaisser les seuils de fermeture, ne produit pas corrélativement une augmentation de la chronaxie.

Expérience du 26 mars 1912. — Sciatique et gastrocnémien de *Rana esculenta*. Dans cette expérience et les suivantes, il est fait usage

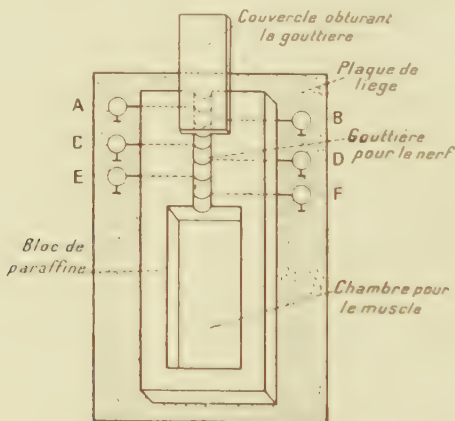


Fig. 24. — Excitateur à 6 électrodes.

d'un excitateur à six électrodes constitué de la façon suivante (fig. 24). Dans un bloc de paraffine, on a creusé une petite gouttière dans laquelle aboutissent six fils parallèles d'argent chloruré, séparés les uns des autres par un espace de 2 millimètres environ; ces fils, A, B, C, D, E, F, sont réunis à six bornes placées sur les côtés de l'excitateur. A la suite de la gouttière est creusée une chambre de 2 centimètres de large sur 6 environ de long; on y place le muscle, baigné de solution physio-

logique; quant au nerf, il repose dans la gouttière sur les fils d'argent, et est protégé de la dessiccation par un couvercle en paraffine qui s'adapte exactement au-dessus de la gouttière. On dispose ainsi de six conducteurs métalliques étagés à différents niveaux du nerf et qui permettent de faire porter l'excitation sur un segment interpolaire de longueur variable.

Dans l'expérience, on prend pour électrode fixe le fil d'argent F, situé le plus près du muscle; comme seconde électrode, on prend alternativement le fil E, le plus rapproché de F, et le fil A, le plus éloigné. La longueur du segment interpolaire varie donc de 2 millimètres à 10 millimètres environ. On mesure, dans chacun des cas, les deux caractéristiques de l'excitabilité en courant ascendant et en courant descendant.

Le circuit d'excitation reste le même que plus haut (p. 15), ainsi que dans les expériences suivantes.

ELECTRODES.	COURANT DESCENDANT.		COURANT ASCENDANT.	
	Rhéobase (en volts).	Chronaxie (en farads. 10 ⁻⁸).	Rhéobase (en volts).	Chronaxie (en farads. 10 ⁻⁸).
AF (10 ^{mm}).....	0,32	8-9	0,26	11-12
EF (2 ^{mm}).....	0,80	5-6	0,47	8-9
AF (10 ^{mm}).....	0,39	8-9	0,20	10-11
EF (2 ^{mm}).....	0,90	4-5	0,63	6-7

Considérons le cas du courant descendant : quelle que soit la combinaison d'électrodes, AF ou EF, c'est toujours à la cathode F, c'est-à-dire toujours au même point du nerf, que se produit l'excitation. Or, quand les électrodes se rapprochent, il est hors de doute, d'après les chiffres, que la chronaxie devient plus petite, en même temps que la rhéobase s'élève.

Le même fait apparaît en courant ascendant, mais il n'est pas démonstratif, car, dans ce cas, la cathode est alternativement en A et en E, de sorte que les différences observées pourraient se rapporter simplement à une différence d'excitabilité entre ces deux points. L'expérience suivante va compléter la démonstration.

Expérience du 28 mars 1912. — Mêmes conditions, sauf qu'ici c'est l'électrode A, la plus distante du muscle, qui fonctionne constamment; la seconde électrode est alternativement B, à 2 millimètres au-dessous de la première, et F, à 10 millimètres de A (fig. 24).

ELECTRODES.	COURANT DESCENDANT.		COURANT ASCENDANT.	
	Rhéobase (en volts).	Chronaxie (en farads. 10^{-8}).	Rhéobase (en volts).	Chronaxie (en farads. 10^{-8}).
AF (10mm).....	0,25	10-11	1,04	6-7
AB (2mm).....	0,38	7-8	1,12	4-5
AF (10mm).....	0,25	10-11	1,38	5-6
AB (2mm).....	"	"	1,36	4
AF (10mm).....	"	"	1,62	5-6
AB (2mm).....	"	"	1,58	3-4

Ici, c'est en courant ascendant que la cathode reste fixe, en A, et il y a, d'une façon indéniable, une diminution de la chronaxie quand la longueur du segment interpolaire diminue.

La même influence s'exerce donc, dans les deux sens du courant, sensiblement de la même façon. Toutefois, pour expliquer la différence initiale des chronaxies constamment observée, quand on fait la mesure dans les deux sens du courant, l'influence de la longueur du segment interpolaire n'a pas à intervenir, puisque cette différence apparaît même quand la longueur du segment interpolaire reste constante. En revanche, il y a lieu de rechercher la cause de ce phénomène dans le troisième point de vue que j'ai indiqué. Ceci va faire l'objet du paragraphe suivant.

IV. *Variations des paramètres de l'excitabilité le long du nerf.* — En excitation bipolaire, comme en monopolaire, le siège de l'excitation varie selon le sens du courant. Par suite, à la fermeture, l'excitation a lieu tantôt en un point, tantôt en l'autre. Les différences observées entre les deux paramètres, rhéobase et chronaxie, selon que l'électrode nerveuse est positive ou négative en monopolaire, selon que le courant est ascendant ou descendant en bipolaire, ces différences peuvent tenir simplement à des variations locales de l'excitabilité. A vrai dire, dans le cas d'excitation monopolaire, les valeurs différentes de la rhéobase s'expliquent, comme on l'a vu, par la simple considération de la densité du courant à l'électrode où prend naissance l'excitation; mais cette explication, qui n'est pas valable pour la différence des chronaxies, ne l'est pas non plus pour celle des rhéobases en bipolaire, car dans ce cas

les deux électrodes ont la même densité. C'est donc l'hypothèse d'une variation de l'excitabilité le long du nerf qu'il faut envisager.

D'anciennes et nombreuses expériences ont montré déjà les variations du seuil de l'excitation le long du nerf et la théorie de l'avalanche, par laquelle Pflüger expliquait que la fermeture du courant ascendant excite avant celle du descendant, revient également à la notion d'une excitabilité variable aux divers niveaux du nerf. Au voisinage des lésions et des sections, on a noté d'importantes variations à cet égard, et également quand le nerf vieillit ou se dessèche, comme il arrive toujours, au bout d'un temps plus ou moins long, lorsque cet organe est isolé et séparé des tissus ambiants. Comme il s'agit précisément, dans la plupart de nos expériences, de nerfs sectionnés et isolés (protégés, il est vrai, contre la dessiccation) on peut songer que la différence des chronaxies correspond à une excitabilité inégale des divers points du nerf. La supposition semble encore plus probable si l'on considère que c'est précisément quand les électrodes sont dans des régions éloignées l'une de l'autre que le phénomène apparaît dans toute son ampleur.

Une série d'expériences a alors été entreprise pour déterminer les valeurs de la chronaxie et de la rhéobase à divers niveaux du nerf, à partir d'une section, et pour suivre l'évolution de ces paramètres en fonction du vieillissement. A cet effet, la préparation est disposée dans l'excitateur à six électrodes décrit ci-dessus (fig. 24), et placée autant que possible à l'abri de la dessiccation. L'excitation est amenée au tissu, d'une part à l'aide d'une électrode diffuse en contact avec la masse musculaire, et de l'autre, à l'aide de l'une des trois électrodes nerveuses A, C, F; A est située un peu en dessous de la section du sciatique, C à peu près à égale distance de la section et de l'entrée du nerf dans le muscle, F enfin, au voisinage de ce dernier point. Comme dans les expériences précédentes, la mesure de la rhéobase et de la chronaxie est faite, dans chaque cas, pour les deux sens du courant.

Expérience du 25 mars 1912. — Sciatique et gastrocnémien de Rana esculenta.

HEURES.	ÉLECTRODE nervouse.	COURANT DESCENDANT.		COURANT ASCENDANT.	
		Rhéobase (en volts).	Chronaxie (en farads. 10^{-8}).	Rhéobase (en volts).	Chronaxie (en farads. 10^{-8}).
10,5	A	0,24	12-13	0,16	12-13
	C	0,39	7-8	0,22	9-10
	F	0,49	5-6	0,22	7-8
10,15	A	0,26	9-10	0,21	9-10
	C	0,44	6-7	0,23	7-8
	F	0,56	5-6	0,21	7-8
10,25	A	0,30	9-10	0,50	5-6
	C	0,47	5-6	0,29	6-7
	F	0,52	6-7	0,24	7-8

Au courant descendant correspondent des excitations qui se produisent, dans tous les cas, au niveau où le nerf pénètre dans la masse musculaire. On retrouve, sur la chronaxie, la diminution déjà constatée, quand les électrodes se rapprochent, et en même temps une élévation des seuils.

Au courant ascendant, en revanche, correspondent des excitations se produisant à trois niveaux du nerf. Si l'on considère les trois déterminations faites à 10 h. 5 et à 10 h. 15, avec A, C et F, on constate que la chronaxie décroît de A à F; mais cette constatation est peu démonstrative, puisqu'il est impossible de savoir quelle part revient, dans cette décroissance, à la diminution de longueur du segment interpolaire et quelle part revient à une variation possible de l'excitabilité le long du nerf. Ce qu'il faut considérer, ce sont les diverses déterminations successives faites avec une seule et même électrode. On remarque alors que la chronaxie en A est passée en vingt minutes de 12-13 à 5-6; dans le même temps, celle en C varie de 9-10 à 6-7; celle en F, enfin, est stable pendant la durée de l'expérience. Les mouvements des rhéobases ont été inverses de ceux des chronaxies. De cette rapide variation de l'excitabilité dans la région supérieure, de sa stabilité dans l'inférieure, il est résulté qu'à 10 h. 25, à l'inverse des conditions initiales, ce sont les régions inférieures qui ont la chronaxie la plus forte et les seuils les plus bas. On peut donc admettre au voisinage de la section et aussitôt après celle-ci, une zone

d'hyperexcitabilité (rhéobase petite, chronaxie grande); mais à cet état succède bientôt de l'hypoexcitabilité (la rhéobase s'élève, la chronaxie diminue); pendant la durée de l'expérience, la partie inférieure du nerf n'a été que peu touchée par les variations de l'excitabilité, comme le montre la stabilité de la chronaxie à l'électrode F en courant ascendant et sa très faible variation dans le temps en courant descendant. Il n'en est pas de même dans l'expérience suivante, qui a été poursuivie pendant un temps plus long.

Expérience du 26 mars 1912. — Sciatique et gastrocnémien de *Rana temporaria*; mêmes conditions (fig. 25).

HEURES.	ÉLECTRODE nerveuse.	COURANT DESCENDANT.		COURANT ASCENDANT.	
		Rhéobase (en volts).	Chronaxie (en farads.10-8).	Rhéobase (en volts).	Chronaxie en farads.10-8).
4,0	A	0,57	9-10	0,18	12-13
	C	0,66	7-8	0,28	10-11
	F	0,96	7-8	0,43	10-11
4,10	A	0,46	10-11	0,51	8-9
	C	0,56	9	0,29	8-9
	F	0,82	7-8	0,41	8-9
4,20	A	0,43	11-12	1,04	6-7
	C	0,51	8-9	0,35	8-9
	F	0,75	8-9	0,43	7-8
4,30	A	0,45	10-11	1,58	5-6
	C	0,53	8-9	0,38	7-8
	F	0,94	6-7	0,42	7-8
4,40	A	0,56	7-8	1,94	5-6
	C	0,67	5-6	0,37	7-8
	F	1,34	4-5	0,41	6-7
4,50	A	0,76	6-7	1,87	5-6
	C	0,89	4-5	0,35	7-8
	F	"	"	0,38	6-7

Cette expérience est nettement confirmative de la précédente : le courant ascendant montre une hyperexcitabilité des régions supérieures (grande chronaxie, petite rhéobase) plus forte au début en A qu'en C et F; mais cette hyperexcitabilité diminue d'autant plus vite qu'on est près de la section, et A devient rapidement moins excitable que C et F (la chronaxie de

A diminue en effet beaucoup plus rapidement que celle de C et de F. Cette hypoexcitabilité augmente avec le temps. D'autre part, le courant descendant fournit à son tour des renseigne-

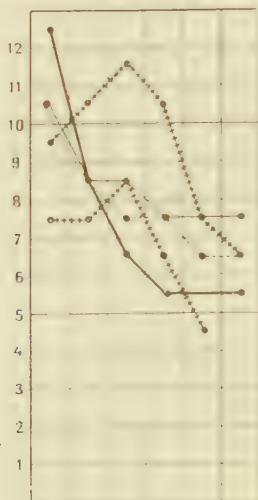


Fig. 25. — Variations de la chronaxie le long du nerf à partir d'une lésion. (En abscisses les temps, en ordonnées les chronaxies).

++++ Chronaxie (en petite et grande distance) à l'électrode diffuse.

..... — F
 — — — C
 — — — A

ments intéressants. On voit au début que la rhéobase à l'électrode diffuse diminue et que la chronaxie augmente, ce qui indique évidemment que cette région est atteinte aussi, mais plus tardivement par la zone d'hyperexcitabilité consécutive à la section. Cette hyperexcitabilité subsiste encore (à 4 h. 20) alors que les régions supérieures du nerf deviennent de plus en plus hypoexcitables. Enfin l'excitabilité diminue à son tour à l'électrode diffuse et on peut dire qu'à ce moment tout l'ensemble du nerf tend vers l'hypoexcitabilité.

En somme, ces expériences ne constituent pas autre chose qu'une analyse précise du fait signalé par Rosenthal (1), confirmé ensuite par divers expérimentateurs et en particulier par Charbonnel-Salle (2) : à la suite d'une section, il se propage vers les parties inférieures du nerf une hyperexcitabilité qui,

(1) ROSENTHAL. — *Allgem. med. Centralzeitung*, XXVIII, n° 16, 1859, p. 126.

(2) CHARBONNEL-SALLE. — *Loc. cit.*

rapidement, fait place près de la lésion à une hypoexcitabilité progressant à son tour vers le muscle. Ce phénomène rend parfaitement compte, à mon sens, de la différence des chronaxies observées dans les expériences précédentes et explique aussi comment, au bout d'un certain temps, cette différence peut s'annuler, ou même apparaître en sens inverse, puisque les deux extrémités du tronc nerveux deviennent alternativement hyper- et hypoexcitables, à des temps différents pour chacune d'elles. Le procédé le plus sûr pour supprimer cette différence est donc d'éviter toute lésion du nerf et d'opérer sur une préparation disséquée depuis quelque temps, pour laquelle ces grandes variations locales d'excitabilité auront pu s'atténuer, et enfin d'utiliser des électrodes aussi rapprochées que possible.

Résumé. — Il résulte donc de cette étude expérimentale que *les paramètres de l'excitabilité varient avec la longueur du segment interpolaire : une augmentation de cette longueur amène une diminution de la rhéobase et une augmentation de la chronaxie. En revanche, l'influence du sens du courant paraît, jusqu'ici, problématique, la différence observée entre les chronaxies prises dans les deux sens du courant relevant surtout, semble-t-il, d'une excitabilité non identique dans les divers points du nerf.*

Il semble exister entre les deux caractéristiques de l'excitabilité une liaison telle que la chronaxie diminue, quand la rhéobase s'élève pour une cause relevant, non d'une modification dans le circuit d'excitation, mais d'une variation de l'excitabilité du tissu; inversement, à un abaissement de la rhéobase correspond une augmentation de la chronaxie.

Dans tous les cas, la différence des chronaxies mesurées avec le pôle négatif différencié, puis avec le pôle positif, ne peut, d'après tout ce qui précède, être retenue comme l'indication d'une condition spéciale à l'excitation monopolaire.

CONCLUSIONS

Par la localisation précise des électrodes physiologiques, j'ai montré l'identité parfaite, au point de vue qualitatif, de l'excitation monopolaire et de l'excitation bipolaire. La seule différence entre ces deux procédés est d'ordre quantitatif : elle est

relative à la densité du courant aux électrodes physiologiques. Faire de l'excitation unipolaire, c'est, purement et simplement, opérer avec des électrodes physiologiques d'inégales densités, et, par suite, élever les seuils des excitations correspondant à l'électrode à densité diminuée, vis-à-vis de ceux qui correspondent à l'électrode à densité augmentée; et ceci, sans introduire aucune condition pouvant avoir au point de vue théorique le moindre intérêt, car il a été démontré, dans le chapitre précédent, que les résultats de cette méthode unipolaire ne pouvaient conduire à distinguer une excitabilité vis-à-vis du pôle positif, et une vis-à-vis du pôle négatif, pour une seule et même variation du courant, fermeture ou ouverture. Les derniers doutes qui pouvaient subsister à cet égard, après la constatation d'une différence des chronaxies déterminées avec le pôle positif et avec le négatif comme pôle différencié, ont été levés, et la différence en question rattachée à des causes indépendantes de la différenciation des électrodes.

CHAPITRE III

INVERSION DE LA LOI POLAIRE DANS L'EXCITATION DU NERF

EXPOSÉ HISTORIQUE ET CRITIQUE

Dans l'étude expérimentale précédente, il n'a été question que de la loi polaire des préparations normales. Après avoir mis en évidence l'identité de la formule obtenue sur l'homme avec celle donnée par des préparations neuro-musculaires pour lesquelles la distribution du courant dans le tissu est plus facile à schématiser, j'ai précisé, d'après les résultats d'expériences variées, le siège des excitations à la fermeture et à l'ouverture du courant galvanique. Mais il reste une question importante qui, jusqu'ici, n'a pas été effleurée et sur laquelle il convient maintenant de s'arrêter : c'est l'étude des modifications de la loi polaire sur les nerfs malades, lésés, en voie de dégénérescence et dans diverses autres circonstances pathologiques. C'est uniquement des ré-

actions au courant galvanique qu'il est question ici, et spécialement, des perturbations qui se manifestent dans l'ordre normal d'apparition des secousses à la fermeture et à l'ouverture.

En excitation bipolaire, les résultats graduellement acquis par les observations de Ritter, de Nobili, de Heidenhain et de Pflüger montrent, comme il a déjà été exposé dans le chapitre précédent, que les réponses à l'excitation galvanique apparaissent dans l'ordre suivant :

- fermeture du courant ascendant ;
- fermeture du courant descendant ;
- ouverture du courant ascendant ;
- ouverture du courant descendant.

De ces excitations, deux disparaissent pour les fortes intensités ; ce sont celles qui correspondent à la fermeture du courant ascendant et à l'ouverture du descendant, en sorte qu'on peut distinguer, avec Pflüger, trois stades principaux de réaction, selon que l'excitation est faible, moyenne ou forte.

Les résultats fournis par la méthode unipolaire sont, nous l'avons démontré, complètement comparables aux précédents, puisque, dans les deux dispositifs, la localisation polaire des excitations est identiquement la même. Dans le cas où l'électrode différenciée est au contact du sciatique et l'électrode diffuse au muscle, la secousse dite de fermeture cathodique F correspond à la secousse de fermeture en courant ascendant ; la secousse de fermeture anodique F' équivaut à celle de fermeture du courant descendant. De même pour les excitations d'ouverture, O s'identifie avec l'excitation d'ouverture en courant descendant, et O' avec celle de l'ascendant. Bref, l'ordre d'apparition des excitations de l'appareil neuro-musculaire normal, excité par un dispositif monopolaire, avec une des électrodes au contact direct du nerf, l'autre à la masse musculaire,

$$F < F' < O < O'$$

est identique à l'ordre d'apparition des secousses dans la méthode bipolaire, à cette différence près que l'électrode myopolaire possédant ici une densité plus faible, il en résulte une

élévation un peu plus considérable des seuils F' et O' , c'est-à-dire du seuil de fermeture en descendant et du seuil d'ouverture en ascendant : le seuil pour cette dernière passe alors fort au-dessus du seuil qui correspond à O , ouverture en descendant : pour la même raison, il arrive parfois que F' apparait après O . En outre, dans l'un ou dans l'autre cas, le stade des courants forts se traduit de la même façon par la disparition de F ou seuil de fermeture en ascendant, et de O ou seuil d'ouverture en descendant.

Bien entendu, si l'excitation monopolaire est faite en sens inverse, c'est-à-dire avec une électrode diffuse située non au muscle, mais, cette fois, vers les centres, la succession des seuils

$$F < F' < O < O'$$

reste inaltérée. Seulement, dans ce cas, F est une fermeture de courant descendant, F' une fermeture de courant ascendant. De même O s'identifie à l'ouverture de l'ascendant, O' à celle du descendant. Par conséquent, la loi des courants forts va se traduire différemment : ce sont ici les deux secousses F' et O' qui disparaissent quand l'intensité du courant augmente suffisamment, ainsi que je l'ai démontré en collaboration avec H. Laugier (1).

Ayant affirmé à nouveau l'identité des deux procédés d'excitation, examinons les principales données relatives aux inversions dans l'ordre normal d'apparition des secousses, ou à la disparition radicale de certaines d'entre elles.

Il y a lieu, dès le début, d'éliminer une première cause de perturbation qui relève, non d'une modification dans l'excitabilité du tissu, mais d'une simple contingence expérimentale. Pendant le passage du courant galvanique dans un nerf, il se produit une polarisation des tissus à laquelle, on le verra en étudiant quantitativement la secousse d'ouverture, beaucoup d'auteurs attribuent un rôle prépondérant dans la production de l'excitation. Ce qu'il importe de remarquer ici, c'est que, si les régions anélectrotonisées et catélectrotonisées restent

(1) H. CARDOT et H. LAUGIER. — *Soc. de biologie*, 13 juillet 1912; *Journ. de Physiol. et de Path. gén.*, septembre 1912.

reliées, après l'ouverture du circuit d'excitation, par des conducteurs électriques ou électrolytiques non très résistants, il peut se produire à ce moment, au travers de ces derniers, une fermeture d'un courant de polarisation. En employant la méthode unipolaire sur l'homme, E. Huet (1) a invariablement constaté, avec un dispositif tel que les électrodes restent shuntées, après l'ouverture, par une faible résistance, qu'il se produit un abaissement considérable des deux seuils O et O' , O pouvant alors apparaître avant F' . Dans notre dispositif habituel d'excitation de la préparation neuro-musculaire de grenouille (électrode différenciée sur le nerf, électrode diffuse à la masse musculaire), il se manifeste une pareille perturbation, lorsque les électrodes sont shuntées. La succession des seuils :

$$F < F' < O < O'$$

fait place à la suivante :

$$F < O < F' < O'.$$

Il est bien évident que l'inversion observée de la position des deux seuils F' et O n'a absolument rien à voir avec une modification de l'excitabilité du tissu, comparable à celles que nous allons maintenant passer en revue.

Des perturbations de la loi polaire normale apparaissent, en particulier, sur le nerf au voisinage de sections ou de parties lésées. Si l'une des électrodes excitantes est placée à l'extrémité sectionnée d'un nerf et l'autre sur sa surface longitudinale, à une courte distance de la première, plus courte s'il s'agit d'un animal à sang froid que s'il s'agit d'un homéotherme, on obtient d'emblée la loi des courants forts, c'est-à-dire que, dans la direction ascendante, il n'y a excitation qu'à l'ouverture, et dans la direction descendante, qu'à la fermeture. En revanche, si on écarte la seconde électrode de la première, la fermeture de courants ascendants et l'ouverture de courants descendants redeviennent efficaces (2). L'expérience suivante d'Heidenhain (3) n'est qu'une variante de la précédente :

(1) E. HUET. — *Bull. officiel de la Soc. française d'Électrothérapie*, nov. 1895.

(2) W. BIEDERMANN. — *Elektrophysiologie*, 2^e partie, 1895, p. 575.

(3) R. HEIDENHAIN. — *Studien aus dem physiol. Institut zu Breslau*, I, p. 4.

on sectionne le nerf entre les deux électrodes, et on ressoude les deux tronçons; dans ce cas, l'électrode supérieure effective n'est plus au niveau de l'électrode supérieure instrumentale, mais se trouve reportée au niveau de la section, et l'on peut encore obtenir uniquement la loi des courants forts.

En refroidissant fortement ou en échauffant vers 50° l'extrémité d'un nerf, on obtient encore les mêmes manifestations quand l'une des électrodes est placée sur la région ainsi traitée.

Ces faits, ramenés avec raison par Biedermann (1) à la suppression de l'activité de l'électrode supérieure par diminution ou suppression de l'excitabilité dans la région correspondante du nerf, ont été retrouvés par Harless (2) en faisant, au niveau de l'électrode supérieure, des applications de certains composés chimiques, tels, par exemple, que l'ammoniaque.

Il semble donc, par conséquent, qu'une diminution de l'excitabilité au niveau de l'électrode centropolaire seule puisse avoir pour résultat l'apparition immédiate du troisième stade de la loi des secousses de Pflüger. Ce phénomène est assurément le même que celui relaté par Rosenthal et von Bezold (3) sur le nerf mourant. Ces auteurs ont distingué, en effet, au cours du vieillissement de la préparation, trois stades dont les réactions correspondent respectivement à celles d'une préparation fraîche vis-à-vis des courants faibles, moyens et forts.

D'une façon identique s'expliquent des expériences de Charbonnel-Salle (4) montrant qu'une ligature posée entre les électrodes élève le seuil de fermeture pour le courant ascendant, en sorte que c'est la fermeture du courant descendant qui devient la première efficace.

Relativement à la position du seuil d'ouverture par rapport à celle du seuil de fermeture, Claude Bernard (5), Schiff (6),

(1) W. BIEDERMANN. — *Sitzungsberichte der Wiener Akademie*, LXXXIII, 1881, p. 289; *Elektrophysiologie*, 2^e partie, 1893, p. 376.

(2) HARLESS. — *Zeitschrift für rat. Medicin*, III, p. 12.

(3) ROSENTHAL et VON BEZOLD. — *Archiv für Anatomie und Physiologie*, 1859, p. 331.

(4) L. CHARBONNEL-SALLE. — *Biblioth. École Hautes-Études, sect. des sc. nat.*, XXIV.

(5) CLAUDE BERNARD. — *Leçons sur la physiologie du système nerveux*, I, p. 185.

(6) M. SCHIFF. — *Lehrbuch der Muskel-und Nervenphysiologie*, 1858-1859, p. 80.

Valentin (1) et Rumpf (2) ont indiqué que, sur le nerf resté en connexion avec les centres, la secousse d'ouverture n'apparaît pas ou seulement à des intensités plus fortes que celles qui la produisent sur le nerf sectionné.

Heidenhain (3), d'autre part, a montré que les effets des excitations d'ouverture sont augmentés quand l'anode est au voisinage d'une lésion.

Sans allonger outre mesure l'énumération des nombreux cas d'inversion présentés par la littérature électrophysiologique, il convient pourtant de citer encore des expériences plus récentes où des manifestations analogues sont apparues après des lésions, localisées à certaines parties de l'appareil neuro-musculaire. Ce sont, en particulier, d'intéressantes observations de Leegaard (4), de Bastelberger (5), d'Hofmann (6), d'Abelous (7) et de Cluzet (8) : en particulier, je reviendrai ultérieurement sur celles de ces deux derniers auteurs. Enfin, en collaboration avec Bardier (9), Cluzet a montré que les fibres musculaires lisses de l'aponévrose orbito-oculaire du chien, excitées par leur nerf, le tronc vago-sympathique, mis au contact d'une électrode différenciée, l'électrode indifférente étant en un point quelconque du corps, donnent, normalement semble-t-il, — et nous discuterons ultérieurement ce point, — une inversion de la loi d'excitation, F' et O' apparaissant avant F et O.

Enfin, en dehors du domaine de la pure expérimentation physiologique, de très nombreux cas d'inversion ont été signalés par les cliniciens dans des cas de lésions ou de dégénérescence de l'appareil neuro-musculaire. Sans doute ces observations, faites par excitation de nerfs et de muscles au travers de la peau, correspondent à des conditions expérimentales (distri-

(1) VALENTIN. — *Die Zuckungsgesetze des lebenden Nerven und Muskels*, 1863, p. 24.

(2) TH. RUMPF. — *Arch. für Psychiatrie und Nervenkrankh.*, VIII, 1878, p. 567.

(3) R. HEIDENHAIN. — *Studien aus dem physiol. Institut zu Breslau*, I, p. 4.

(4) LEEGAARD. — *Deutsch. Arch. für klin. Medicin*, XXVI.

(5) BASTELBERGER. — *Deutsch. Arch. für klin. Medicin*, XXVIII.

(6) HOFMANN. — *Arch. für experim. Pathol. und Pharmak.*, XXXIII, 1894.

(7) ABELOUS et CLUZET. — *Soc. de biologie*, 9 et 16 juin 1900.

(8) J. CLUZET. — *Soc. de biologie*, 18 janvier 1902, 31 janvier et 14 février 1903.

(9) BARDIER et CLUZET. — *Soc. de biologie*, 26 juillet 1902.

bution du courant dans les tissus, dérivations, pôles accessoires dont l'importance a été signalée par Helmholtz qu'il est bien difficile d'imaginer et de schématiser avec tant soit peu d'exactitude. Pourtant on a vu dans le chapitre précédent que la loi des secousses obtenues sur l'homme concorde très bien avec celle qui est donnée par une préparation neuro-musculaire simple (sciatique et gastrocnémien de grenouille par exemple), pour laquelle il est possible de déterminer avec précision la situation des deux électrodes physiologiques. Il est donc très légitime d'admettre que les conditions habituelles des observations électrothérapiques ne sont pas essentiellement différentes de celles qui sont réalisées dans l'excitation d'un muscle par son nerf mis à nu. Par conséquent, si l'on observe dans les deux cas des phénomènes d'inversion, il est naturel de leur chercher une explication commune. De fait, de telles perturbations apparaissent chez l'homme, comme nous le disions ci-dessus, et font partie d'un ensemble de manifestations pathologiques, variations quantitatives et qualitatives de l'excitabilité, réunies pour la première fois par Erb (1) sous le nom de *réaction de dégénérescence*. La variation dite qualitative de l'excitabilité consiste en effet, fondamentalement en l'apparition de F' avant F, et de O' avant O, l'excitation étant faite en plaçant l'électrode différenciée sur la peau au niveau du tronc nerveux ou du point moteur du muscle, et l'électrode diffuse en un point quelconque du corps, par exemple dans la région dorsale. Cluzet (2), en employant sur la grenouille ce procédé d'excitation du nerf à travers la peau, a retrouvé d'ailleurs la réaction de dégénérescence, lorsque le sciatique a été sectionné et que l'électrode active est placée en dessous de la section.

En somme, ces manifestations très variées, les unes signalées par les physiologistes sur des préparations neuro-musculaires simples, les autres constatées par les électrothérapeutes sur les nerfs et les muscles de l'homme dans des conditions pathologiques, se résument en définitive dans les quelques données suivantes :

(1) ERB. — *Traité d'électrothérapie* (trad. française par A. Rueff, 1884, p. 166).

(2) J. CLUZET. — *Soc. de biologie*, 18 janvier 1902.

a. En excitation bipolaire, on signale l'abaissement du seuil d'ouverture par rapport à celui de fermeture, en premier lieu; et, en second, il arrive fréquemment que la fermeture en courant descendant excite plus tôt qu'en ascendant, à l'inverse du cas normal.

b. En excitation monopolaire, il se produit de la même façon, dans un certain sens du courant, une augmentation de l'excitation à l'ouverture par rapport à l'excitation à la fermeture; en outre, on note en général une inversion des deux seuils F et F' , en sorte que le second apparaît anormalement avant le premier.

Ceci posé, les explications à donner de ces perturbations ne peuvent être, me semble-t-il, qu'au nombre de trois. Ce sont ces hypothèses qui vont être exposées et critiquées.

1^o Il est admis d'une façon courante chez les électrothérapeutes français, depuis les travaux de Chauveau (1) et de ses élèves, qu'il est possible, par une différenciation convenable des électrodes, d'obtenir à l'un des pôles physiologiques une densité du courant suffisamment faible pour que l'action de ce pôle soit pratiquement supprimée. Dès lors, les secousses obtenues successivement avec l'anode et avec la cathode comme pôle différencié sur le nerf (F et O' avec la cathode, F' et O avec l'anode) ne seraient pas autre chose que les réponses de l'appareil neuromusculaire à des actions polaires qualitativement différentes, et il y aurait lieu de distinguer, tant pour l'excitation de fermeture que pour celle d'ouverture, une excitabilité du tissu vis-à-vis du pôle négatif et une excitabilité vis-à-vis du pôle positif (2). C'est sans doute dans ce sens que Cluzet (3), étudiant la relation entre la quantité Q d'électricité nécessaire pour atteindre le seuil de fermeture et la durée de passage t , détermine les valeurs des coefficients a et b de la loi de Weiss :

$$Q = a + bt.$$

(1) A. CHAUEAU. — *Académie des sciences*, 1875, 2^e semestre, p. 779, 825, 1039.

(2) Voy. en particulier DOUMER (de Lille). — *Ann. d'électrobiol. et de radiol.*, mars 1911.

(3) J. CLUZET, *Soc. de biologie*, 18 janvier 1902.

et la valeur du rapport $\frac{a}{b}$, successivement avec la cathode différenciée et avec l'anode et qu'il suit leurs variations au cours de la dégénérescence. Il se trouve que, généralement, les valeurs obtenues pour ces quantités, et en particulier pour le rapport $\frac{a}{b}$ sont différentes selon que le pôle différencié est positif ou négatif, ainsi que Weiss (1) l'a, le premier, constaté. C'est là un point sur lequel je me suis arrêté antérieurement pour montrer que cette divergence ne saurait être invoquée pour justifier la distinction de deux excitabilités qualitativement différentes. Il serait donc légitime de ne pas s'arrêter plus longtemps, dans cet exposé, sur de semblables conceptions. Néanmoins, il est intéressant d'examiner comment elles peuvent rendre compte de l'inversion de la formule d'excitation. On dira, avec bon nombre d'électrothérapeutes, que l'excitabilité du tissu vis-à-vis du pôle positif seul est augmentée au cours de la dégénérescence, et Weiss (1) a précisé cette hypothèse par la considération des deux lois $Q = a + bt$, $Q = a' + b't$ qui correspondent à chacun des pôles pris successivement comme pôle différencié.

Mais tout le premier chapitre n'a-t-il pas eu pour but de montrer qu'il est impossible de continuer à envisager une excitabilité vis-à-vis du pôle positif, et une vis-à-vis du pôle négatif, à moins d'entendre sous ces dénominations : excitabilité pour l'ouverture du courant et excitabilité pour la fermeture? En effet, il n'existe ni réelle excitation de fermeture anodique, ni réelle excitation d'ouverture cathodique; les manifestations ainsi désignées sont, nous pensons l'avoir solidement démontré, en relation avec l'activité du pôle prétendu inactif, et la cathode n'excite jamais qu'à la fermeture, l'anode qu'à l'ouverture du courant, conformément à l'ancienne conception de Pflüger. Dès lors, l'inversion de la loi polaire d'excitation, le passage de la succession

$$F < F' < 0' < 0$$

à la succession

$$F' < F < 0' < 0$$

(1) G. WEISS. — *Soc. de biologie*, 8 juin 1901.

ne peut s'expliquer par une augmentation de l'excitabilité vis-à-vis de la fermeture anodique et de l'ouverture cathodique. Il faut donc, pour trouver une explication conforme à l'analyse expérimentale, recourir à d'autres hypothèses. C'est entre les deux suivantes que des expériences nouvelles nous permettront de faire un choix.

2° Ayant admis que l'excitation d'ouverture est toujours anodique, celle de fermeture toujours cathodique, sur l'appareil neuro-musculaire normal, certains physiologistes ont pensé qu'il pouvait apparaître dans des conditions particulières une inversion véritable des actions polaires. Il faut alors entendre cette inversion dans le sens que l'excitation de fermeture se produira, cette fois, au niveau de l'anode et celle d'ouverture au niveau de la cathode. Cette idée se trouve déjà exprimée, semble-t-il, dans les travaux de Brenner (1) : « Die Umkehrung besteht darin dass die Kathode und die Anode ihre Rollen vollständig umtauschen », à moins que l'auteur n'entende simplement résumer dans cette phrase les résultats cliniques obtenus en prenant pour pôle instrumental différencié l'anode ou la cathode, et sans rien préjuger des processus intimes qui siègent au niveau des électrodes physiologiques. Rappelons en outre que Krehl (2), en se plaçant dans cette hypothèse d'une inversion des actions polaires, l'a vainement recherchée sur le sartorius dégénéré après section du plexus lombaire. Mais c'est à Loeb (3) et à Bancroft (4), qu'il faut arriver pour trouver explicité, d'une façon conforme aux récentes théories de l'excitation électrique, le mécanisme d'une inversion véritable des actions polaires. Ceci amène, pour la clarté de l'exposé, à indiquer brièvement de quelle façon ces physiologistes conçoivent le processus de l'excitation.

Loeb (5) a constaté que les sels de sodium, de potassium et de lithium ont, sur le muscle, une action excitante, tandis que les sels de calcium et de magnésium ont un effet antagoniste des

(1) BRENNER. — *Untersuchungen und Beobachtungen auf dem Gebiete der Elektrotherapie*, Leipzig, 1868-1869.

(2) KREHL. — *Pathol.-Physiol.*, 1898.

(3) J. LOEB. — *Pflüger's Archiv*, CXVI, 1907, p. 193.

(4) F. W. BANCROFT. — *Journ. of Physiology*, XXXIV, 1906, p. 444.

(5) J. LOEB. — *American Journal of Physiology*, V, 1901, p. 362.

précédents. L'action inhibitrice des sels de calcium et de magnésium se retrouve pour le nerf et, corrélativement à ce fait, les sels dont les anions peuvent précipiter dans le nerf les ions libres Ca et Mg (citrate, oxalate, fluorure, phosphate, carbonate) augmentent l'excitabilité du tissu. Or, pendant le passage du courant constant dans le nerf, il y a deux effets à distinguer :

a. Augmentation de l'excitabilité dans la région cathodique, diminution dans la région anodique ;

b. Excitation de l'appareil neuro-musculaire à la fermeture du courant et à l'ouverture, l'excitation partant, normalement, de la cathode dans le premier cas, de l'anode dans le second.

Les sels qui précipitent le calcium et le magnésium diminuant l'excitabilité, comme l'anélectrotonus, on peut se demander s'il n'y a pas, pendant le passage du courant, diminution relative des ions Ca et Mg au voisinage de la cathode et augmentation relative au voisinage de l'anode. La chose apparaît possible d'après les considérations suivantes sur la vitesse de transport des différents ions. En effet, celle des anions organiques (acides oléique, palmitique, stéarique, par exemple) est très faible comparée à celle de l'anion Cl. Donc, pendant le passage du courant, il y a à la cathode enrichissement relatif des anions organiques par rapport aux anions Cl; le rapport des concentrations de ces deux catégories d'ions varie en faveur des premiers. Or, tandis que les chlorures sont les plus facilement dissociables parmi tous les sels de calcium et de magnésium qui peuvent se former dans le nerf, au contraire, les anions acides envisagés forment avec ces deux métaux des composés à peu près insolubles. On conçoit donc qu'à la cathode puisse se produire une diminution de la concentration des ions libres Ca et Mg. Il est vrai que, d'autre part, il y a déplacement des cations Na, K, Ca, Mg vers la cathode, mais avec des vitesses de transport telles qu'il arrive, dans l'unité de temps, un peu plus d'ions K que d'ions Ca et Mg. Cet accroissement relatif des ions K est, du reste, négligeable vis-à-vis de la variation de la concentration en ions Ca et Mg résultant de la différence entre les vitesses de transport des anions Cl et des anions acides gras. A l'anode, inverse-

ment, il doit parvenir plus d'ions Cl que d'ions acides gras, d'où une augmentation relative des ions libres Ca et Mg. « Nous voyons donc, dit le physiologiste américain, qu'il est très possible que l'augmentation d'excitabilité de la région catélectrotonisée du nerf traversé par le courant dépende d'une diminution relative de la concentration des ions libres Ca et Mg, et que la diminution de l'excitabilité dans la région anélectrotonisée soit causée par une augmentation relative de la concentration de ces ions (1). »

Bancroft a alors expliqué, d'après les conceptions précédentes, comment on pouvait se représenter le processus d'excitation ainsi que l'inversion de la loi polaire, à la suite d'expériences entreprises sur les *Paramécies*.

D'une façon générale, j'ai écarté de ce travail les résultats obtenus par action du courant électrique sur les Protistes. Il n'y a jusqu'ici, je crois, des faits recueillis dans cette voie par de nombreux auteurs, à tirer aucun renseignement qui puisse éclairer d'une façon utile le mécanisme de l'excitation nerveuse ou musculaire. D'abord, les réactions qu'on observe ne sont pas en général comparables à l'excitation produite sur le nerf par la fermeture du courant; il s'agit, en effet, de manifestations durables qui ne prennent habituellement fin qu'à la cessation du courant excitant. En outre, des conditions d'expérimentation fatalement imprécises, puisque le courant agit sur un organisme entier, largement baigné dans l'eau, l'interférence probable de plusieurs phénomènes : cataphorèse, galvanotropisme et excitation proprement dite, nous placent trop loin des conditions relativement bien définies, réalisées dans l'excitation de l'appareil neuro-musculaire, et la discussion des phénomènes observés, assurément d'un haut intérêt à de multiples points de vue, nous entraînerait inévitablement hors du sujet traité. Toutefois pour la compréhension de la théorie de l'inversion proposée par Loeb et Bancroft, il est indispensable d'exposer brièvement les résultats obtenus par ce dernier auteur.

En 1903, Bancroft (2) a décrit les réactions ciliaires des

(1) J. LOEB. — *Pflüger's Archiv*, CXVI, 1907, p. 493.

(2) F. W. BANCROFT. — *Pflüger's Archiv*, CVII, 1903, p. 535.

Paramécies traversées par un courant constant. Pendant la durée de l'excitation, les cils situés du côté de la cathode dirigent leur extrémité vers la région antérieure de l'animal, alors qu'à l'état de repos tous les cils sont tournés vers la région postérieure. Au contraire, du côté anodique, les cils conservent, à partir de la fermeture du courant, leur position de repos. Ce résultat peut être interprété d'une façon conforme à la théorie de Pflüger, en disant que ce sont seulement les cils situés du côté de l'électrode négative qui sont excités à la fermeture du courant. L'intérêt des observations en question réside surtout dans ce fait, qu'ayant recherché ce qui arrivait lorsqu'on plonge la Paramécie dans une solution décalcifiante (citrate ou oxalate de soude), capable de diminuer la concentration des ions Ca, l'auteur a constaté qu'à la fermeture du courant constant, ce sont, cette fois, les cils du côté anodique qui prennent la position d'excitation, tous les autres restant au repos (1). Il est vrai que ce phénomène est fugace et fait place rapidement à une inexcitabilité complète; néanmoins, il est net au début de l'action décalcifiante. Pour l'expliquer, Bancroft suppose que l'excitation se produit pour une valeur déterminée α du rapport $\frac{\text{concentration Ca, Mg}}{\text{concentration Na, K}}$. Dans les conditions normales, lorsque le courant ne passe pas, le rapport en question a une valeur supérieure à α . Pendant le passage du courant, cette valeur, d'après les considérations précédentes, diminue du côté de la cathode et augmente à l'anode. C'est donc seulement à la cathode que peut être réalisée la valeur α correspondant à l'excitation, et c'est de ce côté que se produit l'excitation des cils. Au contraire, si les Paramécies sont placées dans une solution décalcifiante, la valeur du rapport est initialement plus petite que α . C'est donc seulement là où la valeur du rapport augmentera pendant le passage du courant, c'est-à-dire à l'anode, que pourra être atteinte la valeur α , et c'est, en effet, seulement à l'anode, que les cils sont excités. On trouve donc, dans cette théorie, une explication ingénieuse et, somme toute, satisfaisante, d'une manifestation aussi surprenante que l'inversion réelle des actions polaires.

(1) F. W. BANCROFT, — *Journ. of Physiology*, XXXIV, 1906, p. 444.

Il va sans dire qu'on pourrait expliquer un tel phénomène par des hypothèses physico-chimiques différentes des précédentes. Plutôt que de s'engager dans cette voie, il est plus intéressant de voir si l'expérience confirme ou non cette notion d'inversion réelle.

3° En effet, une troisième hypothèse peut être invoquée pour expliquer les perturbations de la loi polaire, dont il a été fait, au début du chapitre, une sommaire revue.

Considérons, en particulier, le cas où l'excitation porte sur le nerf par une électrode différenciée en contact médiate ou immédiat avec lui et par une électrode dite, à tort, indifférente, placée à un point quelconque du corps. Dans ces conditions, le nerf possède, bien entendu, deux électrodes physiologiques : mais à l'une d'elles correspond une forte densité du courant, à l'autre une densité beaucoup plus faible. D'après les expériences relatées dans le chapitre précédent, il est, en réalité, impossible de supprimer complètement l'action de l'électrode diffuse, action qui s'exerce en un point du nerf plus ou moins éloigné du niveau de l'électrode à forte densité.

Si l'on suppose, ce qui est très vraisemblable étant données les circonstances particulières dans lesquelles se produit habituellement l'inversion, que l'excitabilité est fortement diminuée dans la région du pôle différencié, tout en conservant ailleurs une valeur appréciable, il est clair que les deux seuils F et O qui se produisent à cette électrode seront considérablement plus élevés qu'à l'ordinaire et pourront apparaître seulement après F' et O' qui correspondent à l'autre pôle physiologique. Si donc, en prenant comme électrode différenciée l'anode, par exemple, on obtient une excitation de fermeture avant celle obtenue en prenant la cathode, si, de même, l'excitation d'ouverture apparaît plus tôt avec la cathode qu'avec l'anode, il faudra se garder, dans un tel cas, de conclure que les deux pôles ont réellement échangé leurs rôles : le positif excitant à la fermeture, le négatif à l'ouverture. De même, en excitation bipolaire du nerf, si la région de l'électrode supérieure est devenue inexcitable, les excitations correspondantes (fermeture du courant ascendant, ouverture du descendant, feront défaut, et

la préparation ne donnera plus que la loi des courants forts.

L'importance des variations de l'excitabilité le long du nerf pour expliquer les inversions de la loi polaire a été pressentie par Chauveau lui-même et développée surtout par Cluzet (1). Mais les explications de cet auteur sont malheureusement obscurcies par la notion que l'excitation peut, à l'état normal, se produire aussi au pôle positif.

C'est donc entre cette notion d'une simple modification locale de l'excitabilité et celle d'une inversion réelle des actions polaires que nous allons tenter de choisir, d'après l'analyse expérimentale de quelques cas d'inversion.

RECHERCHES PERSONNELLES (2)

INVERSION PAR SECTION THERMIQUE DU NERF.

De certaines expériences relatées dans l'exposé historique, il résulte que l'inversion de la loi d'excitation peut s'obtenir sur le nerf quand l'excitabilité est fortement diminuée ou abolie dans la région de l'électrode centropolaire. On peut ainsi, au lieu des quatre excitations normales, n'en avoir plus que deux : l'une à la fermeture du courant descendant, l'autre à l'ouverture de l'ascendant; à cet état, la préparation donne donc d'emblée la loi des courants forts de Pflüger. Le plus souvent d'ailleurs, les deux excitations correspondant à la fermeture du courant ascendant et à l'ouverture du descendant n'ont pas radicalement disparu, mais leur seuil s'est fortement élevé. C'est par l'analyse d'un cas semblable que je commencerai l'étude expérimentale de l'inversion.

Technique. — Le sciatique d'une grenouille est disséqué sur toute sa longueur, jusqu'au muscle gastrocnémien, isolé du reste de la patte avec la région du genou. Le nerf est séparé des centres par section à sa partie supérieure et son extrémité est mortifiée par la chaleur; à cet effet, et pour limiter le plus nettement possible la région mortifiée de la partie saine, on immerge lentement cette extrémité supérieure dans de

(1) J. CLUZET. — *Archives d'Électricité médicale*, n° 127, 15 juillet 1903.

(2) H. CARDOT et H. LAUGIER. — *Acad. des sciences*, 16 juillet 1912; *Journ. de Physiol. et de Pathol. gén.*, septembre 1912.

L'huile chauffée au-dessus de 60°. En opérant ainsi, et sous certaines conditions qui seront précisées plus loin, mais qui consistent essentiellement à opérer sur des grenouilles d'été et à tuer le nerf sur une longueur telle que la région saine, située entre la section thermique et la masse musculaire, n'excède pas à 1 centimètre, on obtient, en plaçant une des électrodes sur la région mortifiée et l'autre, soit sur la partie saine du nerf, soit à la masse musculaire, uniquement deux excitations, l'une à la fermeture du courant descendant, l'autre à l'ouverture de l'ascendant.

Dans le cas où l'électrode inférieure est à la masse musculaire, et possède par suite une densité beaucoup plus faible que la supérieure, on pourrait concevoir que cette électrode inférieure soit inactive et que l'excitation se produise à l'électrode supérieure, par excitation des fibres nerveuses par leur tranche. On aurait ainsi une électrode différenciée, constituée par la section transversale du nerf à la limite de la partie saine et de la partie lésée. Quand cette électrode est négative, on n'obtient, comme on vient de le voir, que l'excitation d'ouverture; et quand elle est positive, que l'excitation de fermeture. Donc, en admettant que la limite de lésion fonctionne comme électrode différenciée, il faudrait en même temps supposer qu'à ce niveau est réalisée l'inversion des actions polaires. Sans doute cette hypothèse se heurte déjà *a priori* à une objection sérieuse. La théorie de l'excitation électrique de Nernst, qui cadre si bien avec les faits expérimentaux, exige que le courant traverse des membranes hémiperméables au niveau desquelles puisse se produire une polarisation. Il paraît impossible qu'une telle circonstance soit réalisée à la limite de la fibre nerveuse saine et de la partie coagulée par la chaleur. On doit donc plutôt s'attendre à ce que l'effet de l'excitation soit à ce niveau supprimé ou fortement diminué. Nous avons cru néanmoins intéressant de rechercher, avec précision, à quel niveau du nerf s'effectuaient les deux excitations dont il vient d'être question et de déterminer si, sur les préparations donnant d'emblée la loi des courants forts, la localisation polaire des excitations était, ou non, conforme à ce que fait prévoir la loi polaire normale. Au cours

de cette étude, nous avons d'ailleurs été amenés à quelques constatations intéressantes, susceptibles de suggérer des expériences nouvelles.

La méthode qui a servi à localiser les excitations est identiquement la même que celle décrite pour le cas de la préparation normale. Elle consiste toujours à faire agir à l'une ou à l'autre des électrodes un agent modifiant d'une façon connue et réversible l'excitabilité, par exemple une variation de température ou un courant d'anhydride carbonique.

Le procédé utilisé pour obtenir des variations localisées de température est à peu près le même que celui décrit à la p. 17. Le nerf et le muscle sont placés chacun dans une petite chambre creusée dans un bloc de paraffine, et les variations à l'électrode musculaire s'obtiennent par circulation, dans la chambre du muscle, d'une solution physiologique à température réglable; une électrode instrumentale plonge dans cette solution. Du côté du nerf, la chambre est traversée par un tube de verre aplati, sur lequel repose le sciatique au niveau de la limite visible de la partie mortifiée et de la partie saine: on s'assure

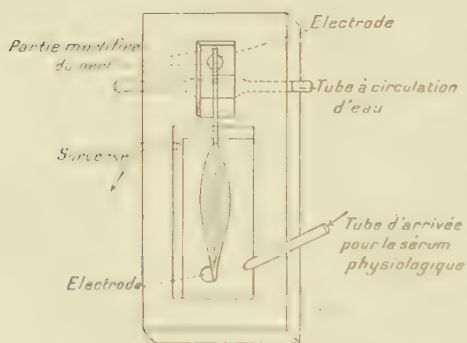


Fig. 26. — Dispositif expérimental utilisé pour les variations locales de température.

lésion et repose encore sur le tube de verre aplati est resté excitable. Dans ces conditions, la seconde électrode instrumentale touchant le segment mortifié, l'électrode physiologique correspondante est reportée à la limite de la partie morte et de celle qui est restée excitable, c'est-à-dire dans une région qui repose sur

le tube aplati à l'intérieur duquel circule de l'eau à température variable (fig. 26). Si les excitations observées se produisent à cette électrode supérieure, une variation de température à ce niveau devra entraîner une modification des caractéristiques de l'excitabilité.

Pour l'emploi de l'acide carbonique, l'appareil représenté par la figure 27 a été utilisé. Ce sont encore deux chambres, l'une pour le nerf, l'autre pour le muscle, creusées dans un bloc de paraffine et séparées par une cloison, échancrée pour le passage du nerf. La préparation une fois disposée dans l'appareil, on comble, avec du kaolin imbibé de solution physiologique, l'échancreuse de la cloison mitoyenne, et on recouvre les deux chambres

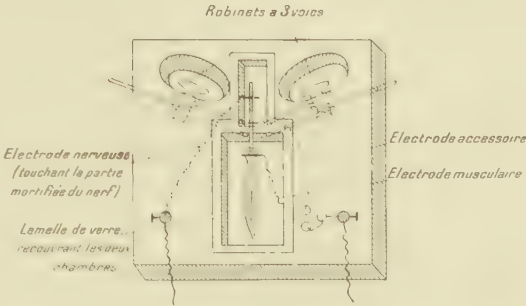


Fig. 27. — Appareil à circulation gazeuse.

d'une plaque de verre lutée sur les bords et sur la cloison par de la pâte de kaolin : ces chambres sont ainsi complètement séparées l'une de l'autre. A chacune d'elles aboutissent deux tubes de verre servant, l'un à l'entrée du gaz (air ou acide carbonique), l'autre à sa sortie. Deux robinets à trois voies, disposés comme l'indique la figure, permettent d'effectuer la circulation gazeuse à volonté dans l'une ou l'autre des chambres. Les électrodes sont constituées par des fils d'argent chloruré, noyés, comme tous les tubes de verre, dans la paraffine, et pénétrant finalement dans les chambres. Du côté du muscle, un fil d'argent est placé au contact de la région du genou; du côté du nerf, un fil d'argent est placé au contact de l'extrémité mortifiée. Une électrode accessoire est disposée à l'intérieur de la chambre du nerf, au contact de la partie du sciatique qui n'a pas été mortifiée. Un commutateur permet de prendre cette électrode à la place de l'électrode musculaire, ce qui permet de s'assurer, au cours et à la fin de l'expérience, que le nerf est resté excitable peu en dessous de la section thermique.

Pour localiser une excitation de fermeture, on peut mesurer, avant, pendant et après l'action de l'agent considéré, les deux paramètres de l'excitabilité : rhéobase et chronaxie. S'il s'agit d'une excitation d'ouverture, on étudie seulement les variations du seuil en utilisant de préférence l'acide carbonique

qui provoque des mouvements assez amples de ce seuil.

Dans les mesures de chronaxie, le circuit d'excitation est celui décrit à la p. 43. On sait qu'il comporte une résistance shuntant les électrodes; or, pour vérifier au début de l'expérience que la préparation donne effectivement la loi des courants forts, c'est-à-dire uniquement: excitation d'ouverture en courant descendant, excitation de fermeture en courant ascendant, il importe de supprimer momentanément ce shunt. Nous verrons en effet plus loin que sa présence favorise énormément l'excitation d'ouverture, du fait qu'il s'ajoute à l'excitation normale d'ouverture, celle qui résulte de la fermeture d'un courant de polarisation: c'est évidemment en l'absence de cette influence perturbatrice que doit être constatée l'inversion. Par contre, comme cette cause ne peut agir pour l'excitation de fermeture, il est légitime de replacer le shunt pour la suite de l'expérience qui comporte des mesures de chronaxies.

Dans l'observation pure et simple des seuils de fermeture ou d'ouverture, le circuit d'excitation est considérablement simplifié. Les deux électrodes sont reliées aux deux pôles de la source de potentiel, une résistance étant placée en série avec la préparation pour amener les seuils à un niveau convenable au point de vue des voltages et rendre moins importantes les variations de résistance de la préparation. Un interrupteur à mercure est placé sur le conducteur métallique qui relie l'une des électrodes au pôle correspondant de la source. La détermination du seuil d'ouverture est toujours faite avec les précautions décrites antérieurement (p. 38).

Résultats: A. — Localisation de l'excitation de fermeture.

Expérience du 23 avril 1912. — Sciatique et gastrocnémien de *Rana esculenta* après inversion complète, c'est-à-dire suppression de deux secousses sur quatre: avec l'électrode nerveuse comme anode, il n'apparaît que l'excitation de fermeture; avec cette électrode comme cathode, que l'excitation d'ouverture. Variation de température localisée à l'électrode nerveuse prise comme anode; à la cathode musculaire, la température reste constante. Les déterminations successives sont faites environ de quatre en quatre minutes.

TEMPÉRATURE à l'électrode nerveuse	RHÉOBASE (en volts).	CHRONAXIE (en farads. 10^{-8}).
13°	0,63	7-8
22°	0,58	7-8
22°	0,56	7
13°	0,57	6-7

Expérience du 24 avril 1912. — Mêmes conditions.

TEMPÉRATURE à l'électrode nerveuse.	RHÉOBASE (en volts).	CHRONAXIE (en farads. 10^{-8}).
13°	0,63	8-9
13°	0,66	7-8
13°	0,67	7-8
22°	0,68	7-8
22°	0,66	7-8
22°	0,65	7-8
13°	0,63	7-8

Expérience du 26 avril 1912. — Mêmes conditions, sauf que cette fois, la température de l'électrode nerveuse reste constante, à 14°, et que celle du muscle est variable.

TEMPÉRATURE à l'électrode musculaire.	RHÉOBASE (en volts).	CHRONAXIE (en farads. 10^{-8}).
13°	0,47	7-8
13°	0,45	7-8
24°	0,45	5-6
24°	0,42	5-6
13°	0,38	7-8
13°	0,36	7-8
24°	0,27	5-6
24°	0,23	6-7
13°	0,19	8-9
13°	0,18	8-9
24°	0,14	6-7
24°	0,14	6-7
13°	0,16	9

Expérience du 28 avril 1912. — Conditions de l'expérience précédente.

TEMPÉRATURE à l'électrode musculaire.	RHEOBASE (en volts).	CHRONAXIE (en farads, 10 ⁻⁸).
15°	0,57	7-8
15°	0,52	7-8
23°	0,44	6-7
23°	0,42	6-7
23°	0,38	6-7
16°	0,35	8-9
15°	0,35	8-9
15°	0,37	8-9
21°,5	0,36	7-8
23°	0,36	6-7
23°	0,34	6-7
15°,5	0,29	8-9
15°	0,29	8-9

Expérience du 2 mai 1912. — Sciatique et gastrocnémien de *Rana esculenta*.

1° La température à l'électrode nerveuse reste constante, à 13°; celle de l'électrode musculaire varie (fig. 28, a).

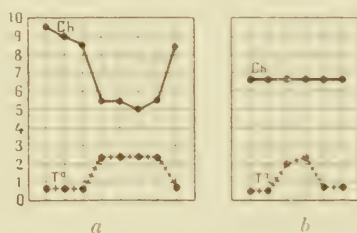


Fig. 28. — a, variation de température à l'électrode musculaire. — b, variation de température à l'électrode nerveuse.

(En abscisses, les temps; en ordonnées, valeurs des chronaxies et des températures).

TEMPÉRATURE à l'électrode musculaire.	RHEOBASE (en volts).	CHRONAXIE (en farads, 10 ⁻⁸).
8°	1,60	9-10
8°	1,72	9
8°	1,78	8-9
23°	1,92	5-6
23°	1,83	5-6
23°	1,74	5
23°	1,74	5-6
8°	1,80	8-9

2° La température reste constante au muscle, à 15°,5; elle varie à l'électrode nerveuse (fig. 28, b).

TEMPÉRATURE à l'électrode nerveuse.	RHÉOBASE (en volts).	CHRONAXIE (en farads. 10 ⁻⁸).
4°	1,95	6-7
4°	1,92	6-7
20°	1,77	6-7
21° ₅	1,68	6-7
7° ₅	1,68	6-7
7°	1,68	6-7

Expérience du 4 mai 1912. — Mêmes conditions.

1° La température à l'électrode nerveuse reste à 13°; elle est variable au muscle (fig. 29, *a*).

TEMPÉRATURE à l'électrode musculaire.	RHÉOBASE (en volts).	CHRONAXIE (en farads. 10 ⁻⁸).
10° ₅	1,74	12-13
10° ₅	1,76	11-12
10° ₅	1,68	12-13
21°	1,66	7-8
21°	1,74	6-7
16° ₅	2,22	11-12
16° ₅	2,37	11-12

2° La température reste à 22°₅ au muscle; elle varie à l'électrode nerveuse (fig. 29, *b*).

TEMPÉRATURE à l'électrode nerveuse.	RHÉOBASE (en volts).	CHRONAXIE (en farads. 10 ⁻⁸).
19° ₅	2,25	7-8
30° ₅	2,19	6-7
22°	2,13	6-7
22°	2,13	6-7
30°	2,28	6-7
30°	2,37	6-7

De cette série d'expériences se dégage la constatation suivante : la chronaxie est modifiée par une variation de température localisée à l'électrode musculaire, qui est négative dans les expériences ; elle reste absolument indépendante d'une variation de température au niveau de l'électrode nerveuse posi-

tive. Par conséquent, l'excitation de fermeture se produit à la

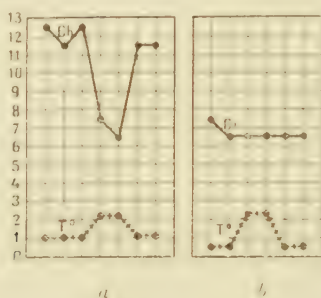


Fig. 29. — *a*, variation de température à l'électrode musculaire. — *b*, variation de température à l'électrode nerveuse.

cathode diffuse, et non à la limite de la partie lésée et de la partie saine.

B. — Localisation de l'excitation d'ouverture.

Les expériences sont faites sur la même préparation inversée par section thermique. L'électrode supérieure étant placée sur la région mortifiée; on opère en courant ascendant, avec le circuit d'excitation qui a été décrit plus haut (p. 38). La résistance est de 60 000 ω , plus celle de la préparation. On observe les déplacements des seuils sous l'influence du gaz carbonique, la préparation étant placée, comme il a été dit, dans l'appareil à circulation gazeuse (fig. 27).

Expérience du 29 mai 1912. — (Fig. 30, A). Sciatique et gastrocné-

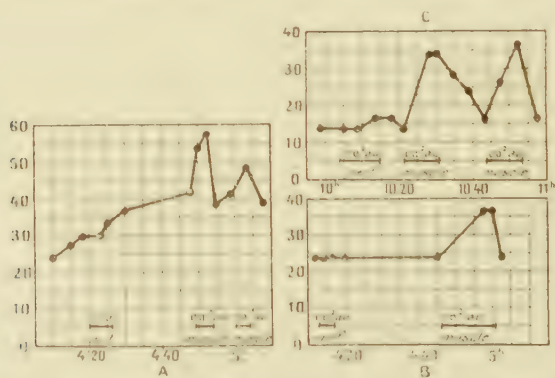


Fig. 30. — Variations du seuil d'ouverture par action localisée de CO_2 . (En abscisses, les temps; en ordonnées, les hauteurs de seuils en centièmes de volts).

mien de *Rana esculenta*. L'électrode inférieure est placée, dans la chambre du muscle au contact direct du nerf, un peu au-dessus de son entrée dans le muscle.

1° L'action du gaz carbonique est localisée à l'électrode supérieure; le début de cette action est marqué dans la colonne des heures par le symbole CO^2 ; le mot *Air* indique que le courant d'anhydride carbonique est remplacé par un courant d'air.

HEURES.	HAUTEUR DU SEUIL (en volts).
4,10	2,1
4,15	2,7
4,19	3,0
4,20 CO^2 .	
4,23	3,0
4,25	3,3
4,26 Air	
4,30	3,6

2° L'action du gaz carbonique est localisée à l'électrode inférieure et au muscle.

HEURES.	HAUTEUR DU SEUIL (en volts).
4,48	4,2
4,49 CO^2 .	
4,50	5,4
4,52	5,7
4,53 Air	
4,55	3,9
4,59	4,2
5,0 CO^2 .	
5,2	4,8
5,3 Air	
5,8	3,9

A la fin de l'expérience, on vérifie que le nerf est encore excitable au voisinage de la lésion.

Expérience du 13 juin 1912. — (Fig. 36, B). Mêmes conditions, à part que l'électrode inférieure est à la masse musculaire, en contact avec la région du genou, au lieu d'être posée directement sur le nerf. On opère donc dans les conditions de l'excitation dite unipolaire.

1° CO^2 n'agit qu'à l'électrode nerveuse.

HEURES.	HAUTEUR DU SEUIL (en volts).
4.12	2.4
4.13 CO ₂	
4.14	2.4
4.16	2.4
4.17 Air	
4.20	2.4

2° CO₂ n'agit qu'à l'électrode musculaire.

HEURES.	HAUTEUR DU SEUIL (en volts).
4.43	2.4
4.46 CO ₂	
4.58	3.6
5.0	3.6
5.1 Air	
5.3	2.4

Expérience du 15 juin 1912. — (Fig. 30, C). Mêmes conditions que dans la précédente.

1° CO₂ n'agit qu'à l'électrode nerveuse.

HEURES.	HAUTEUR DU SEUIL (en volts)
9.39	1.4
10.4 CO ₂	
10.5	1.4
10.9	1.4
10.14	1.6
10.15 Air	
10.18	1.6

2° CO² n'agit qu'à l'électrode musculaire.

HEURES.	HAUTEUR DU SEUIL. (en volts).
10,21	1,4
10,22 CO ² .	
10,28	3,4
10,30	3,4
10,31 Air.	
10,35	2,8
10,39	2,4
10,43	1,6
10,44 CO ² .	
10,47	2,6
10,52	3,6
10,53 Air.	
10,57	1,6

L'élévation du seuil d'ouverture se produit donc seulement quand l'acide carbonique agit au niveau de l'électrode musculaire, c'est-à-dire de l'anode. *L'excitation d'ouverture se produit donc à l'anode diffuse et non à la limite de la partie mortifiée et de la partie saine du nerf.*

Cette double série d'expériences amène donc à la conclusion suivante : *L'inversion qui se manifeste du fait d'une section thermique du nerf, et certainement aussi du fait des sections mécaniques ou chimiques, ne relève pas d'une inversion réelle des actions polaires, car les excitations continuent à se produire, conformément à la loi de Pflüger, pour la fermeture à l'électrode négative, pour l'ouverture à la positive. La disparition de deux excitations sur quatre, dans les conditions étudiées, correspond au fait que l'excitabilité est abolie ou fortement diminuée au niveau de la section thermique et que, par suite, l'électrode posée sur la partie mortifiée devient inefficace.*

Il a été démontré, par ailleurs, qu'il était impossible de réaliser sur des préparations normales l'excitation réellement monopolaire, même en augmentant au maximum la densité du courant à l'une des électrodes et en la diminuant à l'autre. En revanche, on trouve ici le moyen d'étudier exclusivement l'action d'un des pôles : il suffit que l'excitation parvienne au nerf par une section transversale artificielle. Dans ce cas, seule l'élec-

trode placée sur la région saine du tronc nerveux est active; l'excitation de fermeture s'y produit quand elle est négative, celle d'ouverture quand elle est positive. Je reviendrai plus loin sur l'importance pratique qu'il y a à pouvoir isoler aussi complètement l'action d'un des pôles et obtenir une excitation strictement monopolaire. Pour l'instant, je vais préciser les circonstances dans lesquelles peut se réaliser cette condition et tenter d'en analyser le mécanisme.

C. — *Circonstances qui modifient le phénomène d'inversion par section thermique.*

1° *Distance des électrodes.* — Les expériences précédentes sont toutes faites sur des préparations donnant le phénomène dans toute son ampleur, c'est-à-dire que, quelles que soient les intensités utilisées, l'excitation à la fermeture du courant ascendant, et celle à l'ouverture du descendant font toujours complètement défaut. Mais il n'en est pas toujours ainsi. En particulier, il y a une condition qui apparaît d'une façon tout à fait nette au point de vue de la disparition radicale des deux excitations en question : elle est relative à la longueur du segment nerveux sain qui s'étend de la limite de lésion à l'électrode myopolaire. En opérant sur des grenouilles d'été, l'obtention de deux excitations seulement sur quatre réussit à peu près toujours si cette longueur n'excède pas un centimètre. Si l'on opère avec le dispositif dit monopolaire, comme dans la plupart des expériences précédentes, il suffit donc de mortifier le nerf assez près de la masse musculaire. En excitation bipolaire, il est facile de constater, l'électrode supérieure restant invariablement posée sur l'extrémité mortifiée qu'en plaçant l'électrode inférieure assez loin de la limite de lésion, les quatre excitations peuvent se manifester, mais dans l'ordre anormal suivant :

F', fermeture en courant descendant		
F, — — — — — ascendant		
O', ouverture — — — — — ascendant		
O, — — — — — descendant		

Cette simple constatation montre que, dans ce cas, l'effet de l'excitation au niveau de la section thermique n'est pas entièrement aboli, comme il semblait l'être sur les préparations utilisées dans les expériences de localisation; toutefois, les excita-

tions qui se produisent à ce niveau sont considérablement diminuées et les seuils correspondants (F et O) fortement élevés par rapport aux deux autres (F' et O') qui se produisent, nous l'avons montré, à l'électrode inférieure, et qui sont d'ailleurs souvent un peu plus bas que sur la préparation normale.

Étudions, dans ces conditions, en opérant avec des intensités croissantes, les trois stades de la loi de Pflüger, en nous plaçant en courant ascendant, qui, normalement, donne d'abord une excitation à la fermeture et un peu plus haut, une excitation à l'ouverture. On constate que la première excitation apparaît beaucoup plus tardivement que sur la préparation normale et disparaît plus tôt pour les intensités croissantes; elle s'étend donc sur une échelle d'intensités beaucoup plus étroite qu'à l'ordinaire. Admettons que la disparition de cette excitation de fermeture, née à l'électrode supérieure, soit due, comme l'a pensé Pflüger et comme cela reste vraisemblable, à un blocage au niveau de l'électrode inférieure où se produit l'anélectrotonus. Les phénomènes qui viennent d'être observés se résument alors dans les deux faits suivants :

a. Diminution de l'effet de l'excitation à la cathode, lorsque cette excitation se produit au niveau d'une section transversale des fibres nerveuses;

b. Augmentation de l'excitabilité et des modification anélectrotoniques à l'électrode inférieure, relativement à ce qui se passe sur le nerf normal.

Ceci posé, rapprochons l'électrode inférieure de la limite de lésion. On note une légère ascension du seuil de fermeture en courant ascendant, qui peut tenir au fait connu que les modifications électrotoniques et l'excitation deviennent moins intenses quand la longueur du segment interpolaire diminue. Cette dernière cause doit agir dans le même sens pour élever le seuil d'ouverture (en courant ascendant) et pourtant on constate qu'en général il s'abaisse légèrement. En même temps, la loi des courants forts est atteinte pour des intensités plus faibles que précédemment, c'est-à-dire que l'excitation de fermeture n'existe que dans une zone d'intensités de plus en plus étroite. On arrive ainsi à la notion fondamentale suivante : à mesure que l'électrode inférieure se rapproche de la limite de

lésion, elle rencontre des régions de plus en plus hyperexcitables. Ce fait se relie à un autre bien connu, dont il a déjà été question dans cet exposé, à savoir : l'apparition prématurée de la secousse d'ouverture quand l'anode est au voisinage d'une lésion. En même temps que le seuil d'ouverture s'abaisse, il est très légitime d'admettre que l'anélectrotonus devient plus intense. Il est en effet très vraisemblable de supposer que le processus d'excitation et les manifestations électrotoniques varient dans le même sens, augmentent ou diminuent en même temps. Par conséquent, le blocage au niveau de l'anode de l'excitation de fermeture née à l'électrode supérieure, doit se produire de plus en plus tôt. En résumé, la zone des intensités pour laquelle l'excitation de fermeture se manifeste devient de plus en plus étroite à mesure que l'anode est placée sur des régions de plus en plus hyperexcitables, c'est-à-dire graduellement rapprochée de la lésion. Il apparaît donc clairement que *le seuil de fermeture en courant ascendant ne disparaît pas dans les conditions étudiées par une diminution de l'excitabilité à la limite de lésion, diminution qui irait jusqu'à l'inexcitabilité complète à ce niveau ; il est démontré, au contraire, que cette limite conserve une excitabilité, faible naturellement, mais capable de se manifester par la production d'une secousse de fermeture dans certaines conditions, et qu'en réalité la disparition totale de cette excitation est conditionnée par un blocage au niveau de l'électrode inférieure anodique*. Il est donc très exact de dire que des préparations telles que celle qui vient d'être étudiée donnent d'emblée la loi des courants forts.

Des considérations analogues aux précédentes se trouvent développées en divers points du mémoire de Charbonnel-Salle (1). On a vu qu'elles comportent la supposition que l'électrode inférieure rencontre, en se rapprochant de la lésion, des régions de plus en plus excitables. Or les modifications de l'excitabilité à partir d'une lésion ont été, depuis longtemps étudiées, et, en particulier, l'auteur qui vient d'être cité les résume de la façon suivante : « Après une section, l'irritabilité, augmentée d'une façon absolue et immédiate dans toute

(1) L. CHARBONNEL-SALLE. — *Biblioth. École Hautes-Études, sect. des sc. nat.*, XXIV. — Voy. aussi W. BIEDERMANN, *Elektrophysiologie*, 1895, p. 575.

l'étendue du nerf moteur, se répartit suivant une pente régulière, inclinée de la section vers le muscle. Puis, au cours du dépérissement, la perte de l'excitabilité, progressant de la section vers le muscle, est précédée en chaque point d'une exagération temporaire. » Nos expériences sont faites dans le stade où cette perte de l'excitabilité à partir de la section n'a pas encore atteint l'électrode inférieure qui est donc en contact avec les zones hyperexcitables.

A titre d'exemple, voici une expérience montrant l'existence de l'excitation de fermeture en courant ascendant, dans une étroite zone d'intensité.

Expérience du 4 juin 1912. — Sciatique et gastrocnémien de *Rana esculenta*; l'extrémité mortifiée du nerf repose sur l'électrode négative; l'autre électrode est au contact de la masse musculaire; environ 1 centimètre de nerf sain sépare la limite de la lésion de l'entrée du sciatique dans le muscle. Circuit d'excitation identique à celui décrit à la p. 38; résistance: 60000 ω , plus celle de la préparation.

A 4^h,3, la secousse de fermeture apparaît à 3^v,6 et disparaît à 4^v,5; seuil d'ouverture à 1^v,8.

A 4^h,11, la secousse de fermeture apparaît à 5^v,1 et disparaît à 5^v,4; seuil d'ouverture à 1^v,8.

Parfois, d'ailleurs, la zone dans laquelle se trouve l'excitation de fermeture est tout entière au-dessous de l'intensité qui donne le seuil d'ouverture. Il y a donc alors, en prenant des intensités croissantes, une première zone d'intensité où les excitations sont inefficaces; une deuxième, dans laquelle le muscle se contracte à chaque fermeture, une troisième où les excitations sont à nouveau inefficaces, une quatrième enfin, où le muscle se contracte à chaque ouverture. *On peut donc observer, en opérant avec des passages longs de courant et des intensités croissantes, une lacune dans l'excitation.*

Une étude symétrique de la précédente n'a pas été faite pour le sens inverse du courant. Dans ce cas du courant descendant, c'est la disparition de l'excitation d'ouverture 0 qu'il s'agit d'expliquer. Il est tout à fait probable que l'explication serait ramenée essentiellement à l'hypothèse précédente. Cette excitation d'ouverture se produit au niveau de la limite de la lésion, et son effet est considérablement diminué. D'autre part,

à l'électrode inférieure, qui est ici la cathode, règne l'hyperexcitabilité qui, nous l'avons admis, doit favoriser le développement de l'électrotonus physiologique. Donc, d'une part, excitation d'ouverture affaiblie; d'autre part, à la cathode, anélectrotonus de rupture plus intense qu'à l'ordinaire; ces deux conditions rendent complètement vraisemblable l'idée d'un blocage de l'excitation au niveau de la cathode.

2° *Influence du vieillissement.* — Poursuivons l'étude de l'inversion dans le sens ascendant du courant. En laissant les deux électrodes fixes, on constate, lorsque l'excitation de fermeture n'a pas, d'emblée, été supprimée, qu'elle disparaît fréquemment au bout d'un certain temps, ou, tout au moins, ne se manifeste plus qu'entre des limites d'intensité de plus en plus rapprochées.

Expérience du 4 juin 1912. — Les conditions de l'expérience ont été décrites à la page précédente.

HEURES.	SECOUSSE DE FERMETURE		SECOUSSE D'OUVERTURE apparaît à
	apparaît à	disparaît à	
	(volts).	(volts).	(volts).
4,3	3,6	5	1,8
4,5	4,5	8	1,8
4,9	5,1	4	1,8
4,11	5,1	5,4	1,8
4,13	absente	absente	1,5

Expérience du 3 juin 1912. — Mêmes conditions.

HEURES.	SECOUSSE DE FERMETURE		SECOUSSE D'OUVERTURE apparaît à
	apparaît à	disparaît à	
	(volts).	(volts).	(volts).
4,15	1,5	8,0	2,5
5,0	1,0	5,5	2,5
5,5	1,0	5,0	2,0
5,12	1,0	3,5	2,0
5,18	1,0	3,0	2,0
5,26	1,5	3,0	2,0
5,28	2,0	3,0	2,0
5,30	absente	absente	2,0

Cette disparition graduelle s'explique facilement par les modifications connues qui se propagent à partir des lésions : l'excitabilité diminue encore, avec le temps, au niveau de la lésion, tandis que l'hyperexcitabilité se propage dans la direction du muscle, c'est-à-dire de l'électrode inférieure. Ceci va donc dans le sens d'un blocage de plus en plus rapide de l'excitation de fermeture.

La disparition de l'efficacité de la fermeture du courant ascendant au cours du dépérissement du nerf, observée par Rosenthal et von Bezold (1) est manifestement un phénomène identique à celui qui vient d'être relaté.

3° *Influence de la saison.* — La disparition totale des deux seuils (fermeture en courant ascendant, ouverture en descendant) dépend grandement de la saison, et les phénomènes précédents n'apparaissent avec ampleur que sur la grenouille d'été. En hiver, au contraire, on obtient simplement une inversion dans l'ordre d'apparition des quatre secousses qui devient :

$$F' < F < O' < O$$

ou

$$F' < O' < F < O.$$

Même en rapprochant autant que possible la lésion de l'électrode musculaire, il est rare d'obtenir la disparition complète de F et de O. La constatation n'est pas nouvelle, et Cluzet (2), en particulier, a signalé que pendant l'hiver, la section du sciatique, chez la grenouille verte, ne détermine pas l'inversion à l'excitation à travers la peau, comme cela a lieu pendant l'été. Dans l'expérience de Heidenhain (3), qui consiste à réaliser la disparition de deux secousses sur quatre par section du nerf entre les électrodes et à resserrer les deux extrémités pour rétablir la continuité électrolytique, on constate que l'expérience réussit mieux avec des animaux à sang chaud qu'avec des animaux à sang froid ; du moins, dans le premier cas, la section, au niveau de laquelle va se trouver reportée l'électrode physiologique supérieure, peut-elle être faite à une distance

(1) ROSENTHAL et VON BEZOLD. — *Archiv für Anat. und Physiol.*

(2) J. CLUZET. — *Soc. de biologie*, 31 janvier 1903.

(3) R. HEIDENHAIN. — *Studien aus den physiol. Inst. zu Breslau*, 1, p. 4.

plus grande de l'électrode inférieure, que dans le second. Par conséquent, il semble s'indiquer que la zone d'hyperexcitabilité consécutive à la lésion s'étend plus loin quand le tissu est à température élevée que lorsqu'il est à température basse.

Des expériences récentes de Dittler⁽¹⁾, faites alternativement sur des grenouilles d'hiver et sur des grenouilles conservées quelque temps à haute température, montrent aussi des différences significatives à cet égard. Le nerf est disposé pour l'excitation bipolaire et sectionné à environ 3 millimètres au-dessus de l'électrode supérieure. C'est là un cas tout différent de celui de nos expériences, puisque l'électrode supérieure n'est plus constituée par la section transversale, mais se trouve au-dessous de celle-ci, par conséquent dans une région qui doit être hyperexcitable par rapport au reste du nerf. Il faut donc ici s'attendre à un abaissement des seuils de fermeture du courant ascendant, et d'ouverture du descendant par rapport aux seuils des deux autres excitations qui se produisent à l'électrode inférieure. De fait, on constate effectivement sur la grenouille d'hiver, que le courant descendant excite à l'ouverture bien avant d'exciter à la fermeture, mais l'expérience ne réussit pas sur la grenouille réchauffée. Donc le phénomène observé par Dittler comporte une condition exactement inverse de celle qui préside à celui que nous avons étudié: il faut que la région supérieure soit hyperexcitable par rapport à l'inférieure, et l'expérience réussit seulement sur la grenouille d'hiver; dans nos expériences, au contraire, il faut que la région inférieure soit hyperexcitable par rapport à la supérieure, et l'expérience réussit seulement sur la grenouille d'été. Tout ceci s'éclaire parfaitement si l'on se reporte aux modifications de l'excitabilité à la suite de lésions: à basse température, la zone d'hyperexcitabilité déterminée par la section, thermique ou mécanique, reste strictement limitée au voisinage de la lésion et persiste longtemps; à température élevée, l'hyperexcitabilité se propage presque immédiatement aux régions inférieures et fait place très tôt à une diminution de l'excitabilité au voisinage immédiat de la section. Dans le premier cas, on obtient donc une hyperexcitabilité relative de l'électrode

(1) R. DITTLER. — *Pflüger's Archiv*, CXXVI, 1909, p. 590.

supérieure ; dans le second cas, une hyperexcitabilité relative de l'inférieure.

Il n'est pas sans intérêt de noter que des grenouilles d'hiver, conservées pendant quelques heures seulement dans une salle à température élevée et équilibrées au point de vue thermique avec le milieu ambiant, restent impropres à l'inversion. Il semble donc qu'il faille que l'animal soit placé pendant un temps relativement long à température élevée pour que les modifications de l'excitabilité consécutives à une lésion présentent une propagation rapide. Ce fait pourrait donc indiquer que la température n'exerce pas une action directe sur ces phénomènes, mais intervient secondairement en déterminant des modifications chimiques de la fibre nerveuse.

4° *Influence de la durée des excitations.* — L'étude de ce facteur peut être faite sur des préparations pour lesquelles on vient d'assister à la disparition de l'excitation à la fermeture du courant ascendant, en fonction du vieillissement, selon le mécanisme décrit. Jusqu'ici, tout passage de courant était fait à la main, et avait, par suite, une durée très considérable. Supposons atteint le stade où l'excitation ne se produit plus qu'à l'ouverture du courant ascendant pour ces passages de longue durée, et déterminons le seuil d'ouverture. On constate alors qu'en employant une intensité notablement inférieure à celle qui correspond à ce seuil, on n'a pour les passages longs aucune excitation, mais qu'en raccourcissant la durée du passage et en laissant l'intensité constante, une excitation se manifeste à nouveau en dessous d'une certaine durée. Comme il s'agit d'excitations très brèves, on n'a pas immédiatement la preuve qu'il s'agit d'une excitation de fermeture plutôt que d'une excitation d'ouverture ; mais la chose est certaine, puisque l'intensité utilisée est inférieure à celle qui donne le seuil d'ouverture pour les durées longues et que nous montrons, dans le dernier chapitre de ce travail, qu'il faut, pour obtenir le seuil d'ouverture, augmenter l'intensité à mesure que la durée du passage diminue. C'est donc certainement une réapparition de la secousse de fermeture à laquelle nous assistons. J'ai signalé plus haut qu'il existait souvent, pour les excitations longues et d'intensités croissantes, une lacune entre la

zone où existe la secousse de fermeture et celle où apparaît l'excitation d'ouverture. *Voici donc une lacune dans la série des excitations d'intensité constante, mais de durées croissantes* : dans une première zone, qui correspond à des temps extrêmement courts, toute excitation est inefficace ; dans une deuxième, correspondant à des temps un peu plus longs, il y a excitation à la fermeture du courant ; dans une troisième, aucune excitation ; dans une quatrième enfin, l'excitation d'ouverture apparaît (1).

Nous avons admis, pour les passages longs du courant, que l'excitation de fermeture était bloquée au niveau de l'électrode inférieure. Cette excitation se manifeste de nouveau pour les temps courts : il est donc légitime d'en conclure que les modifications anélectrotoniques au niveau de l'électrode inférieure ne se développent pas, dans ce cas, assez rapidement pour provoquer le blocage et que l'excitation peut ainsi parvenir jusqu'au muscle. Il convient d'illustrer par quelques chiffres expérimentaux les constatations précédentes. Les déterminations devant être faites sur des préparations pour lesquelles l'excitation de fermeture pour les temps longs vient de disparaître, c'est dire que l'excitabilité est très variable et les résultats, par suite, peu réguliers.

Expérience du 5 mai 1912. — Sciatique et gastrocnémien de *Rana esculenta* ; l'extrémité supérieure du nerf est mortifiée par la chaleur.

Les électrodes sont disposées comme il est dit dans les expériences précédentes, la cathode sur la partie mortifiée, l'anode au muscle. Les excitations sont des ondes rectangulaires dont la durée est réglée par l'emploi d'un pendule de Keith Lucas. Je renvoie le lecteur au chap. V et à la fig. 43 pour les détails du circuit d'excitation. Les déterminations sont faites de la façon suivante : avec une intensité constante, on fait des passages de durées croissantes, de 0",0007 à 0",1 ; on détermine les durées correspondant à l'apparition de l'excitation de fermeture, à sa disparition, et à l'apparition de la secousse d'ouverture ; on fait ensuite une seconde détermination avec intensité plus forte ; puis une troisième en augmentant encore l'intensité, et ainsi de suite. La résistance étant constante, il suffit d'opérer à voltage constant pour chaque détermination.

(1) Ces constatations et l'étude des phénomènes qui règlent l'inversion par section thermique du nerf, faites en collaboration avec H. Laugier, n'ont pas été publiées jusqu'à ce jour.

VOLTAGE.	SECOUSSE DE FERMETURE		SECOUSSE D'OUVERTURE
	apparaît à	disparaît à	apparaît à
volts			
0,2.....	absente	absente	absente
0,3.....	0",0029	0",0219	—
0,4.....	0",0018	0",100	—
0,5.....	< 0",0007	0",0057	—
0,6.....	< 0",0007	0",0057	0",072
0,8.....	< 0",0007	0",0018	0",061
1,0.....	< 0",0007	0",0014	0",028
1,3.....	< 0",0007	0",0014	0",017
1,6.....	0",0010	0",0018	0",009
1,9.....	0",0018	0",0032	0",004

En se reportant au graphique (fig. 31) qui résume les chiffres

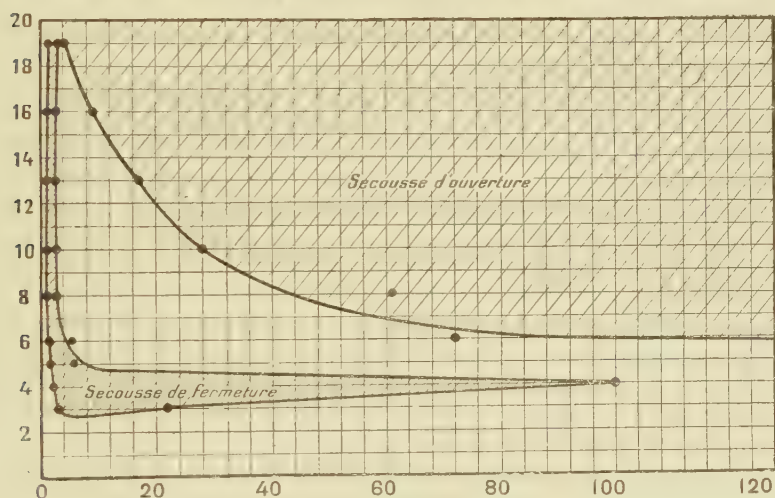


Fig. 31. — Inversion par section thermique du nerf : excitation par ondes rectangulaires.

(En abscisses, les temps en millièmes de secondes ; en ordonnées, les voltages en dixièmes de volts).

précédents, on constate immédiatement les deux faits énoncés plus haut : *a.* en opérant à durée constante (par exemple à 0",010) avec des intensités croissantes, on trouve une lacune dans la série des excitations ; *b.* il en est de même si l'on opère à intensité constante (par exemple avec 1^v) avec des durées croissantes.

Il est à peu près certain que si ces déterminations pouvaient être faites assez rapidement pour annihiler l'effet des fortes

variations de l'excitabilité, la courbe relative à l'apparition de la secousse d'ouverture serait celle dont nous préciserons la forme dans le chapitre V. En revanche, la courbe relative à l'apparition du seuil de fermeture est complexe : elle présente un minimum et se relève pour les temps longs, ainsi que nous nous en sommes assurés par de nombreuses déterminations. Pour le moment, il est également impossible de donner la forme exacte de la courbe représentant la disparition de l'excitation de fermeture, c'est-à-dire sans doute le blocage. Elle doit être la traduction de modifications anélectrotoniques qui nous restent mal connues : de nouvelles expériences pourront seules permettre de préciser ces points particuliers.

Il n'est pas sans intérêt de rapprocher le cas précédent de quelques faits déjà signalés. En particulier, Charbonnel-Salle (1) a constaté, en utilisant les décharges de condensateur, une anomalie du courant ascendant pour les intensités croissantes, lorsque la capacité était égale à 1 microfarad : il a vu d'abord apparaître une contraction croissant jusqu'à un maximum, puis décroissant et disparaissant ; ensuite vient une zone d'intensité dans laquelle toute excitation est inefficace ; enfin des secousses reparaissent, avec un temps perdu considérable, très différent de celui des premières secousses. Ce phénomène, identique d'ailleurs au phénomène de lacune décrit par Fick (2), s'explique aisément en admettant avec Wundt et Rosenthal (3) qu'une décharge de condensateur peut, dans certains cas, se comporter comme une onde rectangulaire brève, c'est-à-dire produire, outre l'excitation de fermeture, une excitation d'ouverture. Charbonnel-Salle ne croit pas qu'une décharge de condensateur puisse agir ainsi ; il n'y a pourtant, à vrai dire, aucune impossibilité à l'admettre et, étant donnée l'identité apparente du cas qu'il décrit et de celui de notre expérience où l'analyse démontre qu'il s'agit incontestablement de la succession d'une excitation d'ouverture à une excitation de fermeture,

(1) L. CHARBONNEL-SALLE. — *Biblioth. École Hautes-Études, sect. des sc. nat.*, XXIV.

(2) FICK. — *Untersuchungen über electrische Nervenreizung*, Braunschweig, 1864.

(3) Cités d'après CHARBONNEL-SALLE. — *Loc. cit.*

je n'hésite guère à rattacher le phénomène qui vient d'être décrit à la lacune de Fick. Mais c'est là tout un chapitre nouveau de recherches qui s'ouvre à nous et qui n'a pas encore été abordé.

Résumé. — Il est donc démontré que l'inversion produite quand le courant aborde les fibres nerveuses ou en sort par une section transversale, relève d'une simple différence d'excitabilité entre les deux électrodes physiologiques. Cette différence doit être expliquée, d'une part par la diminution de l'efficacité des excitations se produisant au niveau d'une section transversale du nerf, et d'autre part par le fait bien connu de la propagation d'une zone hyperexcitable de la lésion vers le muscle. Cette hyperexcitabilité ne s'étend que progressivement aux parties inférieures, et sa vitesse de propagation est très faible ou nulle à basse température. Il en résulte que l'inversion peut se manifester seulement un certain temps après que la lésion a été faite et qu'elle fait souvent défaut sur les grenouilles d'hiver, puisque dans ce cas l'hyperexcitabilité n'atteint pas l'électrode inférieure. Au contraire, sur la grenouille d'été, la différence d'excitabilité aux deux électrodes (excitabilité diminuée à la supérieure, hyperexcitabilité à l'inférieure) peut être suffisante pour que les deux excitations nées à l'électrode supérieure soient bloquées au niveau de l'inférieure. Il a été montré, de plus, que ce blocage peut cesser de se produire pour les courants très courts.

INVERSION PAR ACTION LOCALISÉE DE L'ANHYDRIDE CARBONIQUE.

En employant des agents modifiant l'excitabilité d'une façon réversible, j'ai pensé à réaliser des inversions momentanées de la formule normale d'excitation. De tout ce qui précède, il résulte en effet que si l'excitabilité est modifiée, par exemple diminuée à l'une des électrodes, les deux seuils correspondants vont s'élever, alors que les excitations qui se produisent à l'autre électrode conserveront leur seuil primitif. Si les modifications produites sont réversibles et disparaissent après que l'agent utilisé a cessé d'agir, l'ordre initial d'apparition des secousses sera rétabli.

Les expériences qui suivent ont été faites en employant l'ac-

tion de l'anhydride carbonique, localisée à l'une des électrodes.

Technique. — Sciaticque et gastrocnémien de *Rana esculenta*, excité à l'aide d'une électrode différenciée sur le nerf et d'une électrode diffuse à la masse musculaire. Les électrodes sont shuntées par une faible résistance, environ 50 Ω , et l'interrupteur est entre le shunt et la source de potentiel. Cette circonstance explique que l'ordre initial d'apparition des secousses soit $F < O < F' < O'$ ou même $F < O < O' < F'$, puisqu'il peut se produire, à l'ouverture du circuit, au travers du shunt, une fermeture d'un courant de polarisation, qui abaisse considérablement les deux seuils d'ouverture.

L'action de l'anhydride carbonique est localisée à l'électrode nerveuse. Dans les tableaux expérimentaux, le début de cette action est indiqué par le symbole CO_2 , dans la colonne des heures ; le mot *Air* indique le moment où la circulation de CO_2 est remplacée par un courant d'air.

Expérience du 17 février 1911 (fig. 32). — Elle est faite sur le

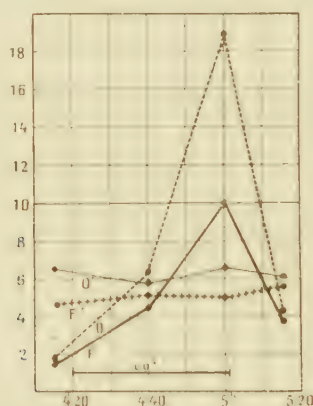


Fig. 32. — Inversion par action localisée de l'acide carbonique.
 (En abscisses, les temps ; en ordonnées, les voltages rhéobasiques).
 { F et O, seuils de fermeture et d'ouverture avec la cathode différenciée.
 { F' et O', seuils de fermeture et d'ouverture avec l'anode différenciée.

sciaticque et le gastrocnémien de *Rana esculenta* dans les conditions que je viens de décrire.

HEURES.	ÉLECTRODE NERVEUSE +		ÉLECTRODE NERVEUSE —	
	Seuil de fermeture (en volts).	Seuil d'ouverture (en volts).	Seuil de fermeture (en volts).	Seuil d'ouverture (en volts).
4,15	0,46	0,18	0,14	0,66
4,20 CO ² .				
4,40	0,52	0,64	0,46	0,58
5,0	0,50	1,90	1,00	0,66
5,1 Air.				
5,15	0,56	0,42	0,38	0,60

Expérience du 8 février 1911. — Rana esculenta; mêmes conditions.

HEURES.	ÉLECTRODE NERVEUSE +		ÉLECTRODE NERVEUSE —	
	Seuil de fermeture (en volts).	Seuil d'ouverture (en volts).	Seuil de fermeture (en volts).	Seuil d'ouverture (en volts).
3,5	0,22	0,06	0,04	0,24
3,10 CO ² .				
3,35	0,18	0,24	0,28	0,22
3,36 Air.				
3,45	0,18	0,16	0,14	0,18

Expérience du 9 février 1911. — Rana esculenta; mêmes conditions.

HEURES	ÉLECTRODE NERVEUSE +		ÉLECTRODE NERVEUSE —	
	Seuil de fermeture (en volts).	Seuil d'ouverture (en volts).	Seuil de fermeture (en volts).	Seuil d'ouverture (en volts).
3,0	0,12	0,06	0,04	0,08
3,1 CO ² .				
3,3	0,08	0,14	0,12	0,08
3,5	0,08	0,14	absente jusqu. 4 v.	0,08
3,7	0,12	0,16	»	0,08
3,8 Air.....				
3,10	0,12	0,08	0,04	0,08

Pendant l'action de l'acide carbonique, la succession des secousses, qui était initialement dans les deux premières expé-

riences : $F < O < F' < O'$, est devenue soit $F' < O' < F < O$, soit $F' < O' < O < F$; dans la troisième, on est passé de $F < O < O' < F'$ à $F' < O' < O < F$.

Naturellement, si l'on fait agir au contraire l'anhydride carbonique à l'électrode diffuse, ce sont, cette fois, les deux seuils F' et O' qui s'élèvent et la succession reste inaltérée, si elle était primitivement $F < O < F' < O'$; en revanche, si les seuils apparaissent initialement dans l'ordre $F < F' < O < O'$, on note seulement, pendant l'action du gaz, que F' apparaît après O .

Enfin, si l'anhydride carbonique agit sur l'ensemble de la préparation neuro-musculaire, des expériences du chapitre I^{er} (p. 29) montrent que les quatre seuils s'élèvent en même temps. Toutefois, la région de l'électrode diffuse, protégée par la masse musculaire, subit à un moindre degré l'influence en question : les deux seuils F' et O' se déplacent relativement moins vite que F et O qui correspondent à l'électrode différenciée; aussi aboutit-on encore souvent, dans ce cas, à une inversion de la formule initiale. En particulier, l'expérience du 21 mars 1912 montre nettement le passage de F au-dessus de F' .

En faisant agir, au lieu d'anhydride carbonique, des acides ou des bases en solution diluée dans un liquide physiologique, et en localisant l'action à l'électrode nerveuse, on obtient également les mêmes inversions dans la position des quatre seuils. J'ai employé, par exemple, l'acide chlorhydrique en solution $\frac{n}{100}$. L'inversion obtenue est parfaitement réversible : il suffit de baigner quelques instants la région traitée dans une solution de soude $\frac{n}{100}$; mais, si on prolonge l'action de cette dernière solution, il se produit rapidement une nouvelle diminution de l'excitabilité et une nouvelle inversion; l'excitabilité ne revient, en effet, à peu près à la normale qu'au moment où la réaction des tissus est redevenue neutre; toute acidité ou toute basicité se traduit par une hypoexcitabilité de la région traitée, et, par suite, par une inversion.

On voit donc que l'action de l'anhydride carbonique et de quelques autres substances, localisée au niveau de l'une des électrodes, produit des modifications énormes de la loi normale d'excitation. Ces perturbations s'expliquent de la façon la plus simple par une va-

riation relative de l'excitabilité au niveau d'une seule des électrodes.

DISCUSSION DE QUELQUES CAS D'INVERSION.

Il convient de rapprocher immédiatement des constatations précédentes quelques cas d'inversion déjà étudiés par certains auteurs et qui s'expliquent immédiatement par la cause invoquée dans les exemples précédents.

En particulier, Abelous et Cluzet (1) ont montré qu'en badigeonnant la partie supérieure du sciatique, chez la grenouille, avec du chlorhydrate de cocaïne jusqu'à paralysie complète, on détermine l'inversion. J'ai vérifié ce fait, et j'ai constaté qu'il était même possible, en plaçant l'électrode supérieure sur la partie cocaïnisée et l'inférieure à quelque distance en dessous, d'obtenir la disparition totale des excitations de fermeture en courant ascendant, d'ouverture en descendant. Le fait est identique à celui de la section thermique, et l'explication ne peut être différente de celle exposée ci-dessus.

L'inversion a été également constatée après section du sciatique à la partie supérieure de la cuisse, en plaçant une électrode différenciée sur la peau au niveau du nerf en dessous de la section et une électrode diffuse dans la bouche (2). Ceci se comprend encore, à condition que l'électrode inférieure, placée sur le nerf, soit suffisamment loin de la section pour n'être pas dans la zone de grande hyperexcitabilité ; dans ce cas seulement, les deux seuils NFS et POS, correspondant à cette électrode différenciée, conserveront à peu près leur niveau habituel. En revanche, l'électrode physiologique supérieure est une électrode diffuse, qui n'est plus localisée, comme dans le cas d'une section thermique, à une tranche transversale du nerf, mais qui est, au contraire, constituée par le contact de la surface longitudinale de celui-ci avec les tissus environnants. Il n'y a donc plus la même raison pour que l'excitation soit fortement diminuée à cette électrode ; et, bien au contraire, cette électrode est dans la région hyperexcitable qui

(1) ABELOUS et CLUZET. — *Soc. de biologie*, 9 juin 1900.

(2) J. CLUZET. — *Soc. de biologie*, 18 janvier 1902.

suit la lésion, d'où l'apparition prématurée des seuils F' et O', avant F et O. Toutefois, si cette explication est juste, en rapprochant l'électrode inférieure de la section, c'est-à-dire en la plaçant également dans la zone hyperexcitable, les deux seuils correspondants F et O doivent s'abaisser dans le même rapport que l'ont été F' et O', et comme ces derniers correspondent à une électrode à faible densité, l'ordre normal d'apparition $F < F' < O < O'$ doit être rétabli. C'est effectivement ainsi que les choses se passent. Autre conséquence : au moment où l'inversion est obtenue avec l'électrode diffuse dans la bouche, c'est-à-dire le pôle physiologique correspondant à cette électrode dans la région hyperexcitable de la lésion, et l'électrode différenciée suffisamment en dessous de cette zone, on doit obtenir le rétablissement de la loi normale en transportant l'électrode diffuse de la bouche au muscle gastrocnémien. L'expérience suivante est tout à fait démonstrative à cet égard.

Expérience du 25 juin 1912. — Elle est faite sur une grenouille (*Rana esculenta*) intacte. L'une des électrodes, A (électrode différenciée), est posée sur la cuisse, au niveau du trajet du sciatique; deux autres électrodes sont placées, l'une, B, dans la région cervicale, l'autre, C, à l'extrémité de la patte. On détermine les deux seuils de fermeture F et F' en prenant successivement, comme électrode diffuse, celle de la région cervicale et celle de la patte. On sectionne ensuite le sciatique dans la région sacrée et on détermine de nouveau F et F' dans les deux dispositifs d'électrodes.

ÉLECTRODES.		ÉLECTRODE NERVEUSE + Rhéobase (en volts).	ÉLECTRODE NERVEUSE - Rhéobase (en volts).
Avant section.	AB.....	1,4	0,4
	AC.....	0,6	0,4
	AB.....	1,4	0,4
	AC.....	0,6	0,4
Après section.	AB.....	0,4	0,4
	AC.....	0,6	0,4
	AB.....	0,6	0,4
	A.....	0,6	0,4
	AB.....	0,9	0,4

On voit qu'aussitôt après la section, les deux seuils correspondant aux électrodes AB sont arrivés à égalité par abais-

sement du seuil de l'excitation qui se produit à l'extrémité sectionnée, dans une région hyperexcitable. Au contraire, avec les électrodes AC, il n'y a pas trace d'inversion. On voit que l'hyperexcitabilité près de la lésion est très peu durable et que le seuil correspondant remonte rapidement ; on finirait par avoir l'inversion des deux fermetures pour les électrodes AC, par hypoexcitabilité en A.

En mettant le sciatique à nu, après destruction de la moelle ou ligature du cœur, J. Cluzet (1) a constaté de l'hypoexcitabilité du tronc nerveux, accompagnée d'inversion, en plaçant une des électrodes sur le nerf et l'autre dans la bouche. Ceci se comprend parfaitement, car l'électrode diffuse est située vers la racine du sciatique, dans une région où l'excitabilité a dû baisser moins que sur le nerf à nu. Le phénomène ne se produit d'ailleurs qu'au bout d'un temps variant de plusieurs heures à un jour.

Dans certains cas, Cluzet a obtenu un électrotonus inverse de l'électrotonus normal. Je n'insiste pas sur ce fait, car l'auteur a montré lui-même qu'il s'agissait d'une variation locale de l'excitabilité, bien plutôt que d'une inversion réelle des actions polaires.

Enfin il a recherché également à quels autres moyens on pourrait recourir pour réaliser l'inversion. Il faut remarquer que c'est toujours quand les modifications de l'excitabilité ont été localisées, soit intentionnellement, soit par fixation élective de certaines substances (curare), que les expériences ont donné des résultats positifs. Au contraire, l'injection par voie humorale de substances (urine, bromure de sodium, etc.) ne se fixant pas électivement en tel ou tel point de l'appareil neuro-musculaire, ou l'anémie par ligature du cœur, sont toujours restées sans effet au point de vue de l'inversion, bien que provoquant de l'hyper- ou de l'hypoexcitabilité (2) ; mais il s'agit ici de modifications générales, et non locales, de l'excitabilité.

Signalons au passage la difficulté qu'il y a à se représenter ce qui se passe dans le cas du curare. En traitant de l'excitation du muscle, j'aurai à faire remarquer combien, pour cet

(1) J. CLUZET. — *Soc. de biologie*, 14 février 1903.

(2) J. CLUZET. — *Soc. de biologie*, 31 mars et 16 juin 1900.

organe, la notion d'électrode physiologique reste plus vague que pour le nerf : combien il est difficile, sauf sur les muscles minces et longs, à fibres parallèles, de se représenter à quel niveau sont situées les électrodes physiologiques, et *a fortiori* de prévoir laquelle des deux sera la plus efficace : néanmoins le chapitre suivant montrera que la fibre musculaire suit bien la même loi que la fibre nerveuse. Aussi est-ce, je crois, avec cette idée qu'il faut expliquer le résultat de certaines expériences sur le muscle curarisé. En particulier Forster (1) a constaté le fait suivant : en plaçant une électrode sur le nerf sciatique, et l'autre au tendon d'Achille, on obtient, avant curarisation, l'excitation de fermeture plus tôt quand le pôle différencié, en contact avec le nerf, est négatif que quand il est positif, ce qui est conforme aux constatations ordinaires. Mais après curarisation, on obtient l'inverse : le pôle positif sur le nerf donne la secousse avant le négatif. L'interprétation de cet auteur me paraît être parfaitement justifiée. Après curarisation, l'excitation est, naturellement, purement musculaire. D'une part, le courant suit le nerf, et dès que celui-ci arrive dans la masse musculaire, il se répartit largement dans cette masse et la densité du courant traversant les diverses fibres musculaires serait relativement faible ; de l'autre côté, les lignes de force convergent toutes vers le tendon, et c'est là que serait, vis-à-vis du muscle, l'électrode à forte densité.

Dans le cas de l'excitation ordinaire de l'appareil moteur chez l'homme, avec une électrode différenciée au point moteur du muscle et une seconde électrode instrumentale en un point quelconque du corps, j'ai montré qu'il était vraisemblable que les deux électrodes physiologiques sont très voisines l'une de l'autre, d'après la coïncidence des points moteurs déterminés avec le pôle négatif, puis avec le positif. L'électrode physiologique différenciée coïncide avec l'électrode instrumentale, c'est-à-dire qu'elle se trouve sur le tronc nerveux au niveau où celui-ci va pénétrer dans le muscle : l'électrode diffuse doit être située un peu plus loin sur ce tronc après qu'il a pénétré dans le muscle, ou sur ses ramifications. Ceci posé, nous

(1) FORSTER. — *Inaug. Diss. Med. Fakultät*, Strasbourg, 1901 (cité d'après ACHÉLIS, *Pflügers's Archiv.*, CVI).

sommes amenés à concevoir l'inversion de la loi d'excitation, au cours de la dégénérescence, de la façon suivante. Ce processus, et ceci n'est pas une hypothèse, comporte une diminution de l'excitabilité du nerf, qui progresse des centres vers la périphérie. Dès lors, l'électrode physiologique située au niveau du point moteur, et moins périphérique que l'électrode physiologique diffuse située dans la masse musculaire, sera plus tôt et plus fortement affectée par la diminution de l'excitabilité, d'où l'élévation des seuils des deux excitations qui y naissent, par rapport aux seuils de celles qui correspondent à l'électrode diffuse. En même temps que se produit cette inversion, on assiste généralement au phénomène désigné sous le nom de descente du point moteur; il faut déplacer l'électrode différenciée en descendant le long du muscle pour retrouver le point d'excitabilité maxima. C'est là le témoignage que l'hypoexcitabilité, ayant dépassé le point moteur primitif, se propage le long du tronc nerveux, et qu'il faut déplacer l'électrode différenciée pour que le courant, au niveau où il est le plus dense, aborde une région encore suffisamment excitable. Enfin, la dégénérescence se poursuivant, il doit arriver un moment où l'excitabilité nerveuse est abolie ou tellement diminuée, celle du muscle ayant varié beaucoup moins, que l'excitation devient purement musculaire. Or que constate-t-on à ce moment? On voit (1) que, pour retrouver un point d'excitabilité maxima, il faut en définitive reporter l'électrode différenciée dans la région du tendon, c'est-à-dire précisément dans la région qui, dans l'expérience relatée plus haut, s'est montrée comme pouvant fonctionner, vis-à-vis de la masse musculaire seule excitable, comme électrode active. Et on observe, en outre (l'inverse seul pourrait nous surprendre), que le muscle ainsi excité directement donne de nouveau une réaction normale : l'excitation de fermeture apparaît plus tôt quand l'électrode instrumentale différenciée placée sur le tendon est négative que quand elle est positive. Tel paraît être

(1) Je renvoie, pour ces données fondamentales en électrothérapie, à l'ouvrage de E. HUET. — Applications de l'électricité au diagnostic et au traitement des maladies du système nerveux (extr. de la *Pratique neurologique*, Paris, Masson).

tout le secret de la non-inversion au tendon signalée depuis longtemps en électrothérapie.

En résumé, toutes ces observations convergent pour montrer que les inversions dont il vient d'être question correspondent à une hyperexcitabilité ou à une hypoexcitabilité localisée à une région de l'appareil neuro-musculaire. Ce n'est d'ailleurs pas là une idée qui nous soit personnelle et nous appartienne en propre. Elle a été développée par Wiener (1) pour expliquer la réaction de dégénérescence donnée par les nerfs sectionnés. J. Cluzet y a eu également recours; bien que gênée par la supposition que le pôle positif peut exciter à la fermeture, sa critique de nombreux cas expérimentaux le conduit à une conclusion parfaitement juste, semble-t-il, à savoir que l'inversion des secousses dans les syndromes de dégénérescence signifie simplement que le nerf est altéré au point excité (2). Achelis (3) a également exposé des considérations analogues; elles se trouvaient d'ailleurs déjà chez Biedermann (4), qui s'exprimait à cet égard d'une façon très caractéristique: « Il y a, dit-il, contre l'hypothèse d'une inversion des actions polaires, de si nombreux résultats acquis sur différents nerfs et muscles par des expériences à l'abri des critiques, que l'affirmation d'un cas quelconque d'exception doit rencontrer *a priori* une certaine méfiance et n'être admise que si les conditions expérimentales et toutes les circonstances concomitantes sont aussi simples et schématiques que possible. »

Il est très vraisemblable que c'est encore à une diminution de l'excitabilité du nerf mis à nu qu'est due l'inversion signalée par Bardier et Cluzet (5) sur les fibres musculaires lisses de l'aponévrose orbito-oculaire du chien, excitées avec une électrode différenciée sur le tronc vago-sympathique mis à nu et une électrode diffuse placée en un point quelconque du corps. Cette supposition est d'autant plus vraisemblable qu'il s'agit d'un nerf fin et amyélinique, appartenant à un homéotherme, difficile par conséquent à conserver dans de favo-

(1) WIENER. — *Deutsch. Arch. f. Klin. Med.*, LX, 1898.

(2) J. CLUZET. — *Archives d'Electricité médicale*, n° 127, 15 juillet 1903.

(3) W. ACHELIS. — *Pflüger's Arch.*, CVI, 1905, p. 329.

(4) W. BIEDERMANN. — *Elektrophysiologie*, 1^{re} partie, 1893, p. 233.

(5) BARDIER et CLUZET. — *Soc. de biologie*, 26 juillet 1902.

rables conditions physiologiques. Les expériences et les observations précédentes, en permettant d'interpréter d'une façon satisfaisante les divers cas d'inversion, confirment solidement, me semble-t-il, l'idée que la loi d'excitation est qualitativement toujours la même, dans tous les cas normaux ou pathologiques.

CONCLUSIONS

Des trois explications de l'inversion qui ont été exposées au début de ce chapitre, j'ai été amené à en éliminer immédiatement une, pour la raison que, sur les tissus normaux, l'expérience démontre avec évidence la localisation cathodique de toute excitation de fermeture, la localisation anodique de toute excitation d'ouverture. De l'examen des cas d'inversion contenus dans la littérature électrophysiologique, de l'analyse expérimentale d'un certain nombre d'entre eux, je suis amené à conclure qu'il n'existe aucun exemple certain, ni même probable, d'une inversion réelle de l'activité des deux pôles, dans l'excitation du nerf ou du muscle. Bien au contraire, il semble qu'en toute circonstance, normale ou pathologique, l'excitation de fermeture siège toujours au pôle négatif, celle d'ouverture au positif. Force m'est donc d'abandonner la notion de l'inversion réelle, et avec elle l'ingénieuse hypothèse proposée par Loeb et Bancroft, et de me rejeter dans la troisième explication. C'est elle qui est valable, la démonstration vient d'en être faite, pour les cas que j'ai personnellement étudiés; il semble aussi qu'elle réussisse à éclairer tous les autres.

Par l'emploi d'agents modifiant d'une façon réversible l'excitabilité, j'ai montré qu'à condition de localiser l'action à la région d'une des électrodes, il est possible de réaliser une inversion et un ordre d'apparition des secousses identique à celui décrit par les électrothérapeutes sur les malades présentant la réaction de dégénérescence. J'ai insisté sur ce fait que les cas où l'inversion est signalée par les expérimentateurs correspondent toujours à une perturbation locale (section, action localisée d'un agent chimique, curare, etc.); qu'au contraire, tout essai de substances n'agissant pas d'une façon élective sur telle ou telle partie du nerf ou du muscle avait complètement échoué.

Il paraît donc infiniment probable qu'il faut rapporter l'inversion purement et simplement à des modifications locales de l'excitabilité. Au reste, les conditions dans lesquelles les électrothérapeutes signalent chez l'homme l'apparition de la réaction de dégénérescence ne sont-elles pas celles d'une excitabilité variable aux différents niveaux de l'appareil neuro-musculaire ? Assurément oui, puisque cette inversion est corrélative de l'hypoexcitabilité ou même de l'inexcitabilité complète du nerf, le muscle conservant au contraire une excitabilité appréciable vis-à-vis des courants galvaniques. Et d'ailleurs, la réaction de dégénérescence n'est-elle pas considérée par les cliniciens eux-mêmes comme une « expression symptomatique de lésions des neurones moteurs périphériques » (1), ce qui implique nécessairement des variations locales de l'excitabilité ? Il n'est ni du domaine de cette étude, ni de notre compétence, d'apprécier si l'étude quantitative des lois d'excitation obtenues avec l'anode et avec la cathode, prises successivement comme pôle différencié, peut, au cours de la dégénérescence, rendre quelques services au point de vue clinique. Mais ce qui est certain, et ce sur quoi il faut insister, c'est que les constatations recueillies dans cette voie doivent recevoir une interprétation théorique radicalement différente de celle qui est couramment acceptée et que l'étude en question ne peut, semble-t-il, que préciser un fait par ailleurs bien connu, à savoir que, au cours de la dégénérescence, l'excitabilité se modifie inégalement dans les diverses parties de l'appareil neuro-musculaire.

En résumé, *il paraît, jusqu'à preuve formelle du contraire, que la loi de Pflüger (excitation de fermeture toujours cathodique, excitation d'ouverture toujours anodique) conserve une entière validité dans l'excitation du nerf, à l'état normal ou pathologique.*

(1) E. HUET. — Application de l'électricité au diagnostic et au traitement des maladies du système nerveux (Extr. de la *Pratique neurologique*).

CHAPITRE IV

EXCITATION DU MUSCLE

EXPOSÉ HISTORIQUE

Les mémorables résultats acquis par les travaux de Pflüger relativement à l'action des deux pôles dans l'excitation galvanique des nerfs — résultats qui, comme on vient de le voir, semblent en toutes circonstances conserver une entière validité quand il s'agit du nerf moteur — ne peuvent être étendus aux fibres musculaires sans une minutieuse critique des documents accumulés par un nombre assez considérable de travaux. C'est que, dans l'excitation électrique d'un muscle, les conditions expérimentales se laissent bien plus difficilement schématiser que dans les cas précédents. Dans un nerf, conducteur de dimensions transversales faibles par rapport aux longitudinales, et reposant sur chacune des électrodes par toute sa largeur, les différentes fibres nerveuses affectent assurément, pendant le passage du courant, des positions à peu près identiques par rapport aux lignes de force du champ. Il en va tout autrement dans un muscle, surtout s'il s'agit, au lieu d'un organe long, plat, mince et à fibres musculaires bien parallèles, d'une masse courte, épaisse et constituée de plusieurs plans de faisceaux musculaires à directions diverses et dont les actions sont parfois antagonistes les unes des autres.

Dans le nerf, on peut admettre, s'il s'agit au moins d'excitation bipolaire faite avec deux électrodes placées au contact direct de l'organe, qu'il y a à peu près coïncidence entre les électrodes instrumentale et physiologique; c'est-à-dire que le courant pénètre dans les fibres en des points extrêmement proches de l'anode instrumentale, qu'il les quitte au voisinage immédiat de la cathode. Les conditions sont fort différentes sur le muscle, conducteur électrolytique relativement court et épais, à l'intérieur duquel les lignes de force du champ s'épanouissent et coupent les fibres musculaires d'une façon

difficile à préciser. Suivant l'expression de Hering (1), la véritable anode physiologique est, pour le muscle, le lieu des points où le courant pénètre dans la substance contractile, la cathode physiologique le lieu des points où il en sort. Ces lieux, alors qu'ils sont, pour le nerf, en général très circonscrits, s'étendent ici bien au delà du voisinage immédiat des électrodes instrumentales : on risquerait, à négliger cette considération, d'aboutir à une méconnaissance complète des lois polaires de l'excitation musculaire.

En outre, il intervient dans l'excitation du muscle, surtout s'il est à fibres lisses, à côté du processus habituel déterminant la contraction, un processus, symétrique du premier, pourrait-on dire, d'inhibition. En d'autres termes, les manifestations polaires qui sont à envisager ici ne sont pas seulement des excitations, des contractions ; ce sont aussi des inhibitions, des relâchements musculaires ; et selon le plus ou moins grand développement de l'une de ces catégories de phénomènes par rapport à l'autre, le résultat d'observations superficielles semblera, ou non, infirmer, pour le muscle, la loi polaire de Pflüger.

A. — LOI POLAIRE DU MUSCLE STRIÉ.

C'est dans un travail de von Bezold (2) que se trouvent les renseignements les plus anciens dans l'étude de cette question. Cette première contribution fut entièrement confirmative des conceptions de Pflüger.

Dans toutes les recherches dont il va être question, il est utile de se ménager, si faire se peut, la possibilité d'avoir une excitation musculaire pure, en dehors de toute action sur la fibre nerveuse. Cette circonstance peut être facilement réalisée, sur le muscle strié, par le curare. Quelque mode d'action qu'on admette pour ce produit : qu'il s'agisse, conformément à la notion classique, d'une fixation élective du poison au niveau des plaques motrices, ou que, selon la conception de L. et M. La-

(1) HERING. — Beiträge zur allgemeinen Nerven- und Muskelphysiologie, II (Sitzungsber. der Wiener Acad., LXXIX, 3, 1879, p. 241).

(2) VON BEZOLD. — Untersuchungen über die elektrische Erregung der Nerven und Muskeln. Leipzig, 1861.

pieque (1), le curare, diminuant la vitesse d'excitabilité musculaire, abolisse l'isochronisme normal du nerf et du muscle et prévienne ainsi la transmission de l'influx de l'un à l'autre, c'est toujours, en définitive, une interruption des communications physiologiques qui se produit à la jonction de la fibre nerveuse et de la fibre musculaire. Outre l'intérêt qu'il y a à n'envisager que la réponse du muscle, en l'absence de toute excitation nerveuse, la curarisation, surtout s'il s'agit de muscles à contraction rapide comme le muscle strié, présente un autre avantage. En effet, une excitation faite en un point quelconque d'un muscle strié non curarisé provoque, pourvu qu'elle soit suffisamment intense, une contraction simultanée des différentes parties du muscle, par suite de la propagation rapide de l'excitation le long des filets nerveux qui pénètrent toute la masse. Au contraire, après curarisation, soit que la propagation purement musculaire de l'excitation se fasse, même dans les conditions normales, avec une vitesse bien moindre que la propagation nerveuse, soit plutôt que la vitesse d'excitabilité et de conductibilité musculaire soit considérablement diminuée par le poison, bref, la lenteur de propagation de la contraction permet des observations qu'il est impossible de recueillir sur le muscle non curarisé.

Von Bezold opère sur le sartorius après curarisation et utilise, pour localiser les excitations de fermeture et d'ouverture, la méthode des temps perdus. A cet effet, le muscle est fixé et immobilisé à sa partie supérieure par une pince de liège au niveau de laquelle il est croisé par deux fils de cuivre formant électrodes et interceptant entre eux environ 4 millimètres de sa longueur. La partie inférieure est attachée au levier d'un myographe. Dans ces conditions, il se trouve que, si l'électrode inférieure est négative, la courbe de contraction, donnée à la fermeture du courant par la moitié inférieure libre du muscle, accuse un temps perdu plus faible que si cette électrode est positive. On peut en conclure que l'excitation de fermeture se produit à la cathode, et qu'elle a, dans le deuxième cas, à parcourir un chemin plus grand que dans le premier :

(1) L. et M. LAPICQUE. — *Soc. de biol.*, 26 décembre, 1908.

la différence observée entre les deux temps perdus correspondrait au temps employé par l'excitation pour parcourir le segment interpolaire avant de venir provoquer la contraction de la moitié inférieure du sartorius. D'une façon analogue, von Bezold fournit la preuve que, à l'ouverture du courant, l'excitation prend naissance à l'électrode positive.

Ces résultats venaient en parfait accord avec quelques faits déjà entrevus, en particulier par Schiff (1), à savoir que sur des muscles où le pouvoir de conduction était très affaibli, il apparaît, à la fermeture du courant de pile, des phénomènes de contraction limités à la cathode; tel est aussi le cas d'une contraction qui suit souvent l'excitation de fermeture et persiste, pendant toute la durée de passage du courant, dans la région cathodique (*Schliessungsdauercontraction* des auteurs allemands).

Pourtant, quelques mois plus tard, travaillant sur le même muscle sartorius de la grenouille, Aeby (2) était amené à des conclusions très différentes. Étant donné un muscle à fibres parallèles, parcouru dans toute sa longueur par un courant galvanique, si l'excitation prend effectivement naissance à l'un des pôles et se transporte vers l'autre pôle en provoquant une onde de contraction, on peut supposer avec vraisemblance que des leviers posés en différents points du muscle seront soulevés par l'onde de contraction à des instants différents. Mais, en fait, Aeby trouve que deux leviers placés sur le muscle à une distance de 17 millimètres enregistrent la contraction exactement au même moment, qu'il s'agisse de la fermeture ou de l'ouverture du courant.

En 1867, Engelmann (3) reprit l'étude de la question en faisant cette fois, sur le sartorius, de l'excitation transversale à l'aide de deux électrodes fines, placées respectivement sur les bords droit et gauche du muscle. Dans ces conditions, les lignes de force du champ doivent pénétrer dans le muscle en divergeant à partir de l'anode instrumentale; donc, du

(1) M. SCHIFF. — *Moleschotts Untersuchungen*, V.

(2) CH. AEBY. — *Untersuchungen über die Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Reizung in der quergestreiften Muskelfaser*. Braunschweig, 1862, p. 59.

(3) T. W. ENGELMANN. — *Jena Zeitschr. f. Medicin und Naturw.*, III, 1867, p. 445.

côté de l'électrode positive, le courant pénètre dans une fibre quelconque avec une densité plus forte que celle qu'il possède en la quittant ; autrement dit, pour une telle fibre, l'anode physiologique est prépondérante sur la cathode physiologique. Cette prépondérance va en diminuant à mesure que l'on se rapproche de l'axe longitudinal du muscle ; et si l'on considère une fibre placée sur cet axe, il est évident, par raison de symétrie, que le courant possède, à son entrée dans cette fibre et à sa sortie, exactement la même densité. Inversement, du côté de la cathode, il y a prépondérance des cathodes physiologiques sur les anodes physiologiques. On doit donc s'attendre, si les conceptions de von Bezold sont exactes, à n'avoir, avec des courants faibles, de secousse de fermeture que du côté de la cathode. Si l'intensité du courant augmente, la densité doit devenir suffisante, aux cathodes physiologiques des fibres situées près de l'anode, pour provoquer également leur contraction ; mais celle-ci sera toujours plus faible que du côté cathodique. Les observations montrent qu'en effet, à la fermeture du courant, le muscle devient concave du côté de la cathode, ce qui témoigne d'une contraction plus forte en cette région qu'à l'autre électrode. Inversement, à l'ouverture, la concavité apparaît sur le bord anodique. — Au lieu de prendre deux fines électrodes identiques placées de part et d'autre du muscle, on peut faire usage d'une cathode large et d'une anode très étroite. Dans ce cas, la densité du courant à l'entrée et à la sortie des fibres est plus considérable du côté de l'anode que du côté de la cathode ; aussi les fermetures de courants faibles provoquent-elles une contraction plus forte des fibres qui possèdent les cathodes physiologiques à forte densité, c'est-à-dire, cette fois, des fibres du côté anodique. C'est là un premier exemple d'une expérience où l'on pourrait être tenté de conclure que l'excitation de fermeture se produit au niveau de l'anode. Cette exception, dans le cas présent, se laisse facilement ramener au cas général, en considérant simplement la distribution des lignes de force du champ par rapport aux fibres musculaires. Bien entendu, si l'on utilise une cathode étroite et une anode large, c'est encore du côté de l'électrode fine,

c'est-à-dire, cette fois, de la cathode, que la contraction est prépondérante.

Engelmann a, d'autre part, varié sa démonstration en opérant sur un sartorius dédoublé à sa partie inférieure en deux bandes musculaires par une incision faite selon l'axe longitudinal du muscle. Ces deux bandes restent en continuité de substance par la moitié supérieure du sartorius. Dans ces conditions, en plaçant la cathode au contact d'une des bandes et l'anode au contact de l'autre, la bande cathodique seule se contracte à la fermeture du courant, et l'anodique seule à l'ouverture.

La démonstration fournie par les expériences précédentes a été discutée par Fick (1) et surtout par Aeby (2). Mais ces deux auteurs ne tiennent compte, dans leurs critiques, que de la première expérience d'Engelmann, et semblent ignorer celle relative au sartorius incisé longitudinalement dans sa moitié inférieure. Pour Aeby, l'expérience consistant à exciter transversalement le muscle par deux électrodes identiques et à noter la concavité du bord cathodique à la fermeture prouve seulement que le pôle négatif agit, à l'établissement du courant, incomparablement plus fort que le positif; mais on ne peut rien en conclure au sujet de savoir si les fibres de la région interpolaire se contractent toutes au même instant, ou si, au contraire, la contraction débute au niveau de l'un des pôles.

Dans diverses expériences consistant essentiellement à opérer après curarisation sur deux masses musculaires fonctionnellement indépendantes, mais réunies d'un côté par des tissus assurant la continuité électrolytique, — préparation qui s'obtient aisément, par exemple, en prenant les deux cuisses ou les deux adducteurs d'une grenouille, réunis par la symphyse pubienne, ou en utilisant un sartorius suffisamment serré en son milieu pour que la continuité physiologique soit abolie, — Aeby a constaté, en posant les deux électrodes respectivement sur chacune des deux extrémités libres des masses musculaires, que, sur

(1) FICK. — *Ganstats Jahresbericht für 1867*.

(2) CH. AEBY. — *Archiv für Anat., Physiol. und wissenschaftliche Medicin*, 1867, p. 688.

le muscle frais, la contraction de fermeture existe pour la masse qui est au contact du pôle positif, et qu'elle est simplement plus faible que pour la masse cathodique. Cette différence peut fréquemment s'annuler et même apparaître en sens inverse sur le muscle vieilli et fatigué. D'autre part, en tentant de localiser les excitations dans le dispositif précédent, par la méthode des temps perdus, il trouve que les secousses de fermeture des deux muscles se produisent exactement au même moment. Les résultats sont identiques pour la secousse d'ouverture, sauf que, inversement, c'est, en général, dans la région anodique que la contraction est la plus forte. L'auteur est ainsi amené à penser que la théorie de von Bezold, d'après laquelle la contraction naît seulement dans le domaine d'un des pôles, n'est pas justifiée, mais que, au contraire, l'excitation prend naissance en même temps dans tout le segment interpolaire. La même conception se retrouve également chez Brücke (1). Dans ces conditions, la différence des temps perdus observée par von Bezold devrait être due à une cause tout autre qu'une propagation de l'excitation à partir de points différents. La période latente de contraction dépend de la grandeur de l'excitation ou, pour des excitations égales, elle est liée à la grandeur de l'excitabilité; la différence des temps perdus pourrait ainsi s'expliquer par une variation de l'excitabilité le long du segment interpolaire. Il pourrait donc y avoir localisation des excitations, non pas, comme l'entendait von Bezold, parce que l'excitation est limitée à l'un des pôles, mais parce que l'excitation, se produisant dans tout le segment interpolaire, sera plus efficace dans les régions à excitabilité plus forte. D'ailleurs, la position de ces régions hyperexcitables n'est pas constante; elles peuvent se déplacer de l'une à l'autre des électrodes, ceci expliquant les cas d'inversion observés par vieillissement ou fatigue. Dès lors l'expérience d'Engelmann (2) n'a été que la constatation de la prépondérance de l'excitation dans l'une des régions polaires vis-à-vis de l'excitation dans l'autre.

(1) BRÜCKE. — *Sitzungsberichte der Wiener Academie*, LXX, 1874.

(2) T. W. ENGELMANN. — *Loc. cit.*

Dès sa publication, cette conception fut, comme on va le voir, vivement critiquée par Engelmann (1), contestant à juste titre la valeur des expériences qui lui servaient de base. Il faut pourtant en retenir une idée intéressante sur laquelle il y aura lieu, dans la suite, de revenir : à savoir que des différences d'excitabilité peuvent exister le long du segment interpolaire et que ces différences peuvent, dans bien des cas, expliquer une apparente inversion des lois polaires sous l'influence du vieillissement ou de la fatigue.

Ainsi que le fait remarquer Engelmann, les observations d'Aeby sont viciées par une méconnaissance absolue des conditions d'excitation réalisées pour chacune des deux masses musculaires composant sa préparation. Il semble supposer, en effet, qu'il n'y a, pour chaque masse musculaire, qu'un seul pôle, positif d'un côté, négatif de l'autre. Il n'en est rien, puisqu'il s'agit de deux muscles fonctionnellement distincts et dont chacune des fibres composantes possède, en réalité, deux électrodes physiologiques : l'une, à forte densité, à l'extrémité inférieure du muscle, au niveau de l'électrode instrumentale; l'autre, à faible densité, du côté de la symphyse pubienne. Dès lors s'explique aisément le fait que les deux masses se contractent à la fermeture, avec prépondérance toutefois pour celle qui possède l'électrode négative à forte densité. — Comment est-il possible, pourtant, que la méthode de von Bezold, appliquée par Aeby, n'ait montré aucune différence dans les temps perdus? La seule explication possible, c'est que les expériences ont été faites sur des muscles insuffisamment curarisés; en d'autres termes, l'excitation musculaire pure n'aurait pas été réalisée. De fait, en reprenant la recherche sur un sartorius fortement curarisé, Engelmann (1) trouve une entière confirmation des résultats de von Bezold. Il montre en outre (2), et ce résultat a été ultérieurement confirmé par Biedermann (3), que la contraction durable qui subsiste pendant le passage du

(1) T. W. ENGELMANN. — *Jena Zeitschr. für Medicin und Naturw.*, IV, 1868, p. 295.

(2) T. W. ENGELMANN. — *Beiträge zur allgemeinen Muskel- und Nervenphysiologie (Pflüger's Archiv, III, 1870, p. 243 et p. 300).*

(3) W. BIEDERMANN. — *Pflüger's Archiv*, XLVII, 1890, p. 250; *Elektrophysiologie*, 1^{re} partie, 1895, p. 158-159 et p. 178.

courant est localisée dans la région cathodique du muscle ; de même, la contraction durable à l'ouverture (*Öffnungsdauer-contraction*) est localisée, quand elle se manifeste, dans la région anodique. Aussi pouvait-il conclure d'une façon ferme en faveur de la généralité de la loi polaire : « Nous tenons la loi de localisation de l'excitation de fermeture au pôle négatif, de celle d'ouverture au pôle positif, sur le muscle frais, pour d'autant plus sûre qu'il est de plus en plus vraisemblable que ce n'est qu'un cas particulier d'une loi générale qui situe, pour tous les éléments excitable, les excitations de fermeture et d'ouverture aux points de sortie et d'entrée du courant. »

En revanche, il signale sur le muscle mourant une complète inversion de la loi polaire ; c'est-à-dire que la secousse de fermeture se produit cette fois du côté du pôle positif (1). De même, la contraction durable de fermeture peut s'étendre à la moitié anodique du muscle et même y devenir prépondérante, comme l'a trouvé également Biedermann (2). Remarquons tout de suite que ces phénomènes d'inversion semblent moins énigmatiques si l'on songe qu'il peut exister, au voisinage des deux pôles principaux, des pôles accessoires de signes opposés. Ultérieurement, à propos du muscle lisse, l'occasion se représentera d'insister sur le rôle particulier de ces pôles secondaires.

Le dernier auteur cité a confirmé entièrement, pour le muscle strié, le résultat des localisations des excitations (fermeture à la cathode, ouverture à l'anode), soit par la méthode des temps perdus, soit par des considérations différentes (3). En 1885, Tigerstedt (4) découvrait également des faits en accord avec les précédents.

D'autre part, avec des intensités supraliminaires, un sartorius curarisé, parcouru dans toute sa longueur par le courant, donne à la fermeture des contractions aussi fortes dans un

(1) T. W. ENGELMANN. — *Archiv für Physiol.*, II, 1869, p. 314.

(2) W. BIEDERMANN. — *Elektrophysiologie*, 1^{re} partie, 1895, p. 180 et 228-230.

(3) W. BIEDERMANN. — Beiträge zur allgemeinen Muskel- und Nervenphysiologie (*Sitzungsber. der Wiener Acad.*, LXXIX, 1879); *Elektrophysiologie*, 1^{re} partie, 1895, p. 184-186.

(4) TIGERSTEDT. — *Du Bois Reymond's Arch.*, Supplément, 1885, p. 209.

sens du courant que dans l'autre (1). Au contraire, si l'une des extrémités du muscle est mortifiée par écrasement ou par la chaleur, l'excitation de fermeture est grandement atténuée quand la cathode est sur l'extrémité lésée et l'anode sur la région saine; dans la direction inverse du courant, l'excitation de fermeture conserve, par contre, la même efficacité que sur le muscle sain (2). Inversement, l'excitation d'ouverture disparaît généralement quand l'anode est sur la partie lésée. Une onde idiomusculaire, obtenue par excitation mécanique ou électrique et localisée à une des extrémités du muscle, se comporte exactement comme une lésion: l'excitation de fermeture disparaît si la cathode est posée sur la région contractée, et inversement, l'ouverture est sans effet quand l'anode est sur cette même région (3). Ce phénomène s'observe facilement en opérant sur des muscles de grenouille refroidis (4). Des agents chimiques, alcalis, acides, phosphate acide de potassium, même en solution diluée, peuvent produire les mêmes effets locaux.

Dans le cas de composés tels que des sels de potassium en solution étendue, l'action obtenue est réversible et disparaît après immersion de la préparation dans une solution physiologique. Inversement, des sels de sodium, tels que le carbonate neutre, peuvent produire des augmentations locales d'excitabilité; dans ce cas, on obtient un abaissement des seuils de fermeture et d'ouverture, lorsque l'électrode active, la cathode dans le premier cas, l'anode dans le second, est placée sur l'extrémité du muscle qui a subi l'action du sel.

Par quel mécanisme expliquer ces phénomènes particuliers? Biedermann (5) a montré qu'on ne pouvait pas faire appel à une simple addition algébrique du courant excitant et du cou-

(1) W. BIEDERMANN. — *Elektrophysiologie*, 1^{re} partie, 1895, p. 185.

(2) W. BIEDERMANN. — *Beiträge zur allgemeinen Nerven- und Muskelphysiologie*, IV (*Sitzungsber. der Wiener Academie*, LXXIX, 3); *Elektrophysiologie* 1^{re} partie, 1895, p. 186-190.

T. W. ENGELMANN. — *Pflüger's Archiv*, XXVI, 1881, p. 97.

(3) W. BIEDERMANN. — *Beiträge zur allgemeinen Nerven- und Muskelphysiologie*, III (*Sitzungsber. der Wiener Acad.*, LXXX, 1879).

(4) L. HERMANN. — *Pflüger's Archiv*, XLV, 1889, p. 593.

(5) W. BIEDERMANN. — *Sitzungsber. der Wiener Acad.*, LXXXV, 3, 1882, p. 144.

rant de démarcation. D'ailleurs, Hermann (1) a vu qu'en immergeant pendant 20 ou 30 minutes l'extrémité d'un sartorius dans l'eau distillée, on obtient, en plaçant une des électrodes sur la partie saine, l'autre sur celle qui a subi l'action de l'eau, les phénomènes qui viennent d'être décrits. Or il n'y a dans ce cas aucun courant de démarcation appréciable. Par conséquent, dans la plupart des cas, il doit s'agir simplement d'une inexcitabilité du muscle pour les excitations lui parvenant par une partie mortifiée (2). On constate, en effet, que des faisceaux musculaires limités à leurs extrémités par deux lésions transversales et parcourus dans toute leur étendue par un courant constant à lignes de force parallèles à leur axe sont inexcitables. Dans d'autres cas pourtant, Hermann admet que le courant de démarcation peut intervenir, en ce sens qu'il produit d'une façon constante des états électrotoniques : anélectrotonus à la lésion, catélectrotonus au delà, d'où une diminution relative de l'excitabilité à la lésion (3).

À la suite de passages répétés et de même sens du courant électrique, le muscle cesse bientôt de répondre à la fermeture; mais il donne une réponse normale à une fermeture du courant de sens inverse. C'est que, vraisemblablement, la contraction de fermeture se produisant à la cathode, chacune des excitations répétées a eu pour suite une fatigue de la région correspondante, tandis que le reste du muscle a, au contraire, conservé une excitabilité voisine de la normale (4).

Il était intéressant de rapporter en détail ces dernières observations, parce que, outre qu'elles apportent une confirmation nouvelle des localisations polaires des excitations dans le muscle, elles se rapprochent étroitement de constatations faites ci-dessus sur le nerf moteur, dans des cas où, comme on l'a vu, il a été possible de pousser assez loin l'analyse expérimentale. Pour la fibre musculaire comme pour la fibre nerveuse, quand l'électrode active est sur une lésion, c'est-à-dire quand l'électrode physiologique est reportée à la limite de la

(1) L. HERMANN. — *Loc. cit.*

(2) GIUFFRÉ. — *Pflüger's Archiv*, XXI, 1880, p. 470.

(3) W. BIEDERMANN. — *Loc. cit.*,

(4) W. BIEDERMANN. — *Elektrophysiologie*. 1^{re} partie, 1895, p. 191-192.

partie mortifiée et de la partie saine, on peut expliquer la diminution d'excitabilité observée par le fait qu'il manque, dans un tel cas, la membrane semiperméable au niveau de laquelle doivent se produire, d'après les conceptions récentes de Nernst et d'Ostwald, les variations ioniques ou salines qui conditionnent le processus d'excitation (1).

B. — LOI POLAIRE DU MUSCLE LISSE.

C'est surtout en étudiant les réponses du muscle lisse à l'excitation galvanique qu'on se heurte à de nombreuses exceptions apparentes à la loi de Pflüger. Toutefois, beaucoup d'expériences confirment cette loi, et parmi celles qui semblent faire exception, il n'en est aucune qui ne puisse s'expliquer par des considérations autres que celle d'une inversion véritable des actions polaires. En effet, une analyse précise de la structure du muscle et des directions de ses fibres, de la répartition des lignes de force du champ et la considération d'effets possibles d'inhibition permettent, en général, d'envisager d'une façon unitaire et conforme aux idées de Pflüger, des manifestations *a priori* très différentes.

La première étude de la loi polaire du muscle lisse se trouve dans les travaux fondamentaux d'Engelmann sur l'uretère des Mammifères. Cet organe doit être envisagé comme un vaste faisceau musculaire creux, dans lequel l'excitation, à l'inverse de ce qui se passait sur le muscle strié, ne reste pas limitée à la fibre sur laquelle elle a pris naissance, mais se propage de fibre à fibre, amenant ainsi la formation d'une onde contractile se déplaçant le long du tube musculaire (2).

Engelmann considérait l'organe comme dépourvu de nerfs. En réalité, on n'est pas assuré que l'excitation porte directement sur la fibre musculaire et ne lui parvienne pas par l'intermédiaire de fibres nerveuses ou de ganglions du système sympathique, logés dans l'épaisseur de la paroi. La même incertitude se retrouve, du reste, pour un certain nombre

(1) Cf L. HERMANN. — *Pflüger's Archiv.*, XLV, 1889, p. 601.

(2) T. W. ENGELMANN. — *Beiträge zur allgemeinen Muskel- und Nervenphysiologie (Pflüger's Archiv, II, 1869, p. 243).*

d'organes musculaires tels que, par exemple, le cœur de certains Invertébrés, qui est souvent considéré, sans grande certitude, comme dépourvu de tout système nerveux intrinsèque. Quoi qu'il en soit à ce sujet, l'excitation électrique de l'uretère, sectionné au niveau du rein et posé sur des électrodes impolarisables identiques, a fourni à Engelmann (1) des résultats en accord complet avec la loi de Pflüger. On voit, à la fermeture du courant, quel qu'en soit le sens, la région de l'électrode négative se raccourcir et pâlir, alors qu'aucune manifestation n'apparaît dans le segment interpolaire ou à l'électrode positive. Souvent la contraction se propage à partir de la cathode et de chaque côté d'elle, sous forme d'une onde de contraction. Si l'on se représente schématiquement l'uretère comme un cylindre creux de substance contractile, entouré de tissu indifférent, on se rend compte que, dans la région de l'anode, les lignes de force du champ qui ont pénétré dans la substance contractile n'y poursuivent pas toutes leur chemin jusqu'au niveau de la cathode expérimentale, mais que beaucoup d'entre elles, au contraire, doivent traverser la paroi musculaire dans une direction perpendiculaire à l'axe longitudinal du cylindre, ou peu oblique sur lui; autrement dit, il doit exister, très près de l'anode, des cathodes secondaires. Il devrait donc, pour des courants suffisamment intenses, apparaître des phénomènes d'excitation dans la région anodique; or, il n'en est rien, soit que la densité du courant reste constamment trop faible à ces cathodes secondaires, soit que le voisinage du pôle positif amène une diminution de l'excitabilité et du pouvoir de conduction de la substance contractile au niveau de ces pôles accessoires. D'ailleurs, la modification anélectrotonique, qui vient d'être invoquée, est réelle et directement démontrable; elle est la cause d'un effet différent: pour un courant d'intensité convenable, la contraction de fermeture, née à la cathode, se propage jusqu'à l'anode; au contraire, si on augmente suffisamment l'intensité du courant, l'onde s'arrête en route, par suite de la diminution de la conduction dans la région anodique. On voit quelles analogies étroites

(1) T. W. ENGELMANN. — Beiträge zur allgemeinen Muskel- und Nervenphysiologie (*Pflüger's Archiv*, III, 1870, p. 248).

se révèlent entre l'uretère et le nerf moteur, quant aux réponses à l'excitation galvanique : en particulier, sur le premier, la rapide disparition de l'onde de contraction — née à la fermeture dans la région cathodique — sous l'influence de modifications anélectrotoniques correspondant à des courants assez intenses, fait immédiatement songer au phénomène de disparition de l'excitation de fermeture, apparaissant pour le nerf dans la zone dite « des courants forts ». Cette disparition est due, selon la conception de Pflüger, à un arrêt de l'excitation de fermeture née à la cathode, lorsque la région anélectrotonisée est située entre cette cathode et le muscle, c'est-à-dire en courant ascendant. Pour les deux organes, c'est essentiellement la même explication qui rend compte des faits observés.

À l'ouverture du courant, la réaction de l'uretère est, bien entendu, symétrique de celle qui se produit à la fermeture : pour un courant d'intensité suffisante, supérieure à celle qui donne le seuil de fermeture, il se forme à l'anode une onde de contraction, tandis que la région cathodique reste au repos.

Étant données la précision et la netteté des résultats fournis par l'uretère isolé des tissus environnants, les observations faites ultérieurement par Biedermann [1] sur le même organe auraient dû sembler, *a priori*, extrêmement paradoxales, si l'auteur ne les avait fait suivre d'une interprétation satisfaisante. D'ailleurs, c'est maintenant surtout aux travaux de ce savant et de ses élèves qu'il faut s'adresser pour trouver l'exposé de nombreux documents relatifs à l'excitation galvanique du muscle lisse, en même temps qu'une critique judicieuse de résultats qui, à première vue, ne constituent pas un ensemble cohérent.

L'uretère étant laissé en place, les tissus environnants simplement écartés pour permettre de poser sur l'organe deux électrodes, ou une seule, la seconde étant, dans ce cas, placée en un point quelconque du corps et fonctionnant comme électrode diffuse, il se produit toujours, à la fermeture du courant, un resserrement de l'uretère au niveau de l'anode, resserrement

(1) W. BIEDERMANN. — Zur Physiologie der glatten Muskeln (*Pflüger's Archiv*, XLV, 1889, p. 369); *Elektrophysiologie*, 1^{re} partie, 1895, p. 216-218.

qui résulte de l'excitation des fibres circulaires, et, à partir de ce point, il se propage dans les deux sens une onde de contraction péristaltique. Inversement, à l'ouverture des courants assez intenses, il se produit une excitation vers la cathode. Ces réactions de l'uretère, si différentes selon qu'il est isolé ou *in situ*, font immédiatement penser qu'il peut s'agir d'une différence dans la répartition des lignes de force du courant. Effectivement, si l'uretère est isolé du corps, mais repose, suivant une de ses génératrices, sur un épais coussin de papier filtre imbibé de solution physiologique, les électrodes étant placées sur la génératrice opposée, on trouve, comme sur l'organe en place, une inversion de la formule d'excitation. En réalité, une observation attentive montre, dans ces deux cas, que l'inversion est plus apparente que réelle. L'examen à la loupe fait voir, en effet, qu'immédiatement sous l'électrode négative se produit, à partir de la fermeture du courant, une petite contraction très circonscrite. De même, la contraction forte qui se produit à l'anode doit, en réalité, être regardée comme ayant son siège, non pas au point d'entrée même du courant dans le muscle, mais tout autour de ce point d'entrée. Autrement dit, il doit exister, autour de la cathode, des anodes secondaires empêchant la propagation de l'excitation de fermeture : autour de l'anode, des cathodes secondaires où prennent naissance les contractions observées à la fermeture. Or, cherchons à nous représenter la répartition des lignes de force dans ces deux cas extrêmes : uretère isolé et touchant seulement les deux électrodes, d'une part, et, de l'autre, uretère posé sur les tissus environnants, ou sur un coussin imbibé d'eau salée, c'est-à-dire sur un épais conducteur électrolytique. Nous avons indiqué plus haut qu'il existe, dans le premier dispositif, au niveau de l'anode, des cathodes secondaires résultant du fait que certaines lignes de force, après avoir pénétré dans le cylindre musculaire, ne prennent pas immédiatement la direction des génératrices, mais ressortent au contraire presque aussitôt hors de la substance contractile. Par contre, si l'uretère repose sur un conducteur électrolytique épais, le courant pénètre largement dans ce dernier : en schématisant à l'extrême, on peut se représenter que les lignes de force, qui divergent à

partir de l'anode, traversent toutes l'urètre presque perpendiculairement à son grand axe et cheminent ensuite dans le conducteur électrolytique. Au niveau de la cathode, elles traversent à nouveau l'urètre, en convergeant vers le pôle négatif. On voit immédiatement que ce deuxième dispositif accroît, par rapport au premier, les pôles accessoires existant autour des pôles principaux : cathodes secondaires dans la région anodique, anodes secondaires dans la cathodique. Il en résulte une variation de l'efficacité de ces pôles comparée à celle des pôles principaux et ce simple fait permet de comprendre l'apparente inversion.

C'est d'ailleurs la considération si importante des pôles secondaires, qui, dans bien des cas suivants, permet d'expliquer des exceptions analogues.

Le muscle adducteur des valves de l'Anodonte concorde, par ses réactions électriques, avec la loi d'excitation du nerf moteur (1). A partir de la fermeture du courant, il s'établit une contraction tonique s'étendant à tout le segment inter-polaire, mais prédominant manifestement dans la région cathodique. Inversement, à l'ouverture, la moitié anodique est celle qui se contracte le plus vigoureusement.

L'Holothurie est, pour l'étude des réactions des muscles lisses, un animal de choix, par le fait qu'il s'y rencontre, comme dans le tube dermo-musculaire des Annélides ou l'intestin des Vertébrés, des muscles circulaires et des muscles longitudinaux, mais ici morphologiquement bien distincts les uns des autres (2). Les longitudinaux conservent au repos un tonus important; placés par deux points en contact avec les électrodes, ils présentent à la cathode une petite contraction de fermeture, durable, immobile et très localisée; à l'anode, une dépression nette sous l'électrode, et, de part et d'autre, témoignant de l'existence de cathodes accessoires, une petite onde de contraction. La contraction de fermeture cathodique est également très localisée sur les muscles circulaires et ne cause,

(1) W. BIEDERMANN. — *Sitzungsberichte der Wiener Akademie*, XCI, 1885; *Elektrophysiologie*, 1^{re} partie, 1895, p. 199-200.

(2) W. BIEDERMANN. — *Zur Physiologie der glatten Muskeln (Pflüger's Archiv*, XLVI, 1890, p. 399); *Elektrophysiologie*, 1^{re} partie, 1895, p. 201-205.

par suite, qu'un raccourcissement inappréciable de l'ensemble du muscle, si l'excitation est faite par la méthode monopolaire, avec le pôle négatif différencié et le positif diffus. Au contraire, en excitant avec l'anode différenciée et la cathode diffuse, on a, pendant la fermeture du courant, un raccourcissement manifeste, bien que la région placée sous l'électrode positive reste nettement relâchée et forme une gouttière déprimée, de part et d'autre de laquelle se trouvent des zones contractées assez étendues, qui témoignent de l'activité de cathodes accessoires. De là résulte qu'avec l'excitation monopolaire anodique seule, il se produit un resserrement annulaire appréciable du corps de l'Holothurie au moment de la fermeture. En excitation monopolaire, le raccourcissement total des muscles longitudinaux à la fermeture, est aussi plus considérable en général pour l'excitation anodique que pour la cathodique. Il est bien évident néanmoins qu'on ne peut songer à envisager ces manifestations comme des exceptions à la loi normale d'excitation.

Des observations analogues ont été recueillies sur les muscles lisses de l'appareil masticateur d'*Echinus esculentus*. L'ensemble de ces expériences concordantes permettait à Biedermann (1) d'arriver à des conclusions très fermes, relativement à la validité de la loi de Pflüger pour le muscle lisse.

« En résumé, disait-il, la loi de Pflüger peut être considérée comme valable, bien qu'elle soit accompagnée de phénomènes jusqu'ici sans analogue sur le muscle strié ou le nerf. Dans tous les cas, la règle, établie d'une façon décisive, est que, *à la fermeture d'un courant suffisamment fort, il y a excitation, contraction à la cathode.*

« Comme fait digne de remarque, il est à noter que l'excitation de fermeture cathodique reste limitée, dans tous les cas, au point de sortie du courant et à son voisinage immédiat, sous forme d'une onde locale idiomusculaire (contraction durable de fermeture).

« En accord avec la loi polaire, les faits suivants ont été établis : *à la fermeture du courant, il ne se produit aucune excitation à l'anode, mais l'inhibition du tonus normal, tandis qu'à*

(1) W. BIEDERMANN. — *Loc. cit.*, p. 418.

l'ouverture, il peut se produire à cette place, le ras échéant, une excitation. Toutefois, par excitation monopolaire anodique, il se produit presque toujours un très fort raccourcissement du muscle, mais on peut démontrer que l'excitation qui en est la cause ne part pas, à la fermeture du courant, de l'anode même, mais des régions voisines, par un mécanisme qui reste à étudier. »

Les expériences précédentes peuvent éclairer des cas plus complexes, où entrent en jeu deux systèmes de fibres lisses, croisés à angle droit, mais, cette fois, non isolables morphologiquement et fonctionnellement, à l'inverse des muscles d'Holothurie. Ainsi Fürst (1) a montré, par excitation unipolaire de la tunique dermo-musculaire du Lombric, que la fermeture anodique provoque un resserrement par contraction des muscles circulaires, la fermeture cathodique amenant, par contre, surtout un raccourcissement des fibres longitudinales par une onde de contraction durable et localisée à la cathode. Mais il s'est assuré que, dans le premier cas, il n'y a, sous l'anode même, pas trace de contraction, mais bien une inhibition du tonus normal et que le raccourcissement de l'ensemble des muscles circulaires est dû à l'activité de pôles accessoires périnanodiques. Dans le second cas, en excitation cathodique, il a vu, sur les fibres circulaires comme sur les longitudinales, une petite onde de contraction, localisée au pôle négatif pendant le passage du courant. À l'ouverture, les réactions sont symétriques des précédentes ; en particulier, avec une cathode différenciée, il se produit souvent une contraction des muscles circulaires semblable à celle obtenue en excitation anodique, lors de la fermeture ; c'est-à-dire que l'excitation se manifeste, non pas sous la cathode même, mais de part et d'autre d'elle. Ces résultats sont valables pour la Sangsue et pour des Annélides marines, Arénicoles et Térébelles (2).

L'intestin des Vertébrés, sommairement étudié à ce point de vue par Schillbach (3), et plus complètement par Biedermann

(1) M. FÜRST. — Zur Physiologie der glatten Muskeln (*Pflüger's Archiv*, XLVI, 1890, p. 367).

(2) W. BIEDERMANN. — Zur Physiologie der glatten Muskeln (*Pflüger's Archiv*, XLVI, 1890, p. 399).

(3) SCHILLBACH. — *Virchow's Archiv*, CIX, 1887.

et Simchowitz (1), est un autre cas d'organe musculéux à fibres se croisant à angle droit. Si on l'excite en plaçant à sa surface un pinceau anodique, l'autre électrode étant en un point quelconque du corps, on obtient, comme sur le Ver de terre, un resserrement annulaire persistant pendant le passage et disparaissant assez rapidement après l'ouverture. Parfois il se produit, en outre, des ondes péristaltiques de part et d'autre de l'anode. En excitant, au contraire, avec une cathode différenciée, les manifestations sont assez variables selon l'espèce animale, ou même selon le segment intestinal considéré. Souvent on voit se former seulement une petite contraction de fermeture, très localisée, à la cathode. D'autres fois, comme l'a vu Lüderitz (2), il prend naissance une série d'ondes péristaltiques, se produisant toujours à une intensité plus faible que celles obtenues en excitation anodique, ce qui cadre bien avec la conception que ces dernières se produisent au niveau de cathodes accessoires, où la densité est beaucoup plus petite qu'elle ne l'est dans la région de la cathode instrumentale différenciée. Toutes ces manifestations sont, on le voit, extrêmement voisines de celles obtenues sur les Annélides et s'expliquent de la même façon, sans faire appel à une inversion véritable de la loi polaire, comme l'avait supposé Hillel Jofé (3).

En opérant sur le cœur des Vertébrés, Biedermann (4) a mis en évidence des effets parallèles à ceux obtenus sur le muscle lisse. Si l'on pose sur la surface d'un ventricule de grenouille deux fines électrodes et qu'on ferme le courant au début d'une systole, on voit, à cette systole et aux suivantes, un relâchement du muscle localisé au niveau de l'anode, tandis que rien d'anormal n'apparaît à la cathode. Au contraire, aux systoles suivant l'ouverture, on voit que la région cathodique ne participe pas à la contraction.

(1) W. BIEDERMANN. — Zur Physiologie der glatten Muskeln (*Pflüger's Archiv*, XLV, 1889).

(2) C. LÜDERITZ. — *Pflüger's Archiv*, XLVIII, 1891, p. 1.

(3) HILLEL JOFÉ. — Recherches physiologiques sur l'action polaire des courants électriques (*Thèse inaugurale*, Genève, 1889; citée d'après Biedermann, *Elektrophysiologie*).

(4) W. BIEDERMANN. — Beiträge zur allgemeinen Nerven- und Muskelphysiologie, XIV (*Sitzungsber. der Wiener Akad.*, LXXXIX, 1884); *Elektrophysiologie*, 4^{re} partie, 1895, p. 219.

Le cœur d'Invertébrés, tels que les Gastéropodes, présente également des phénomènes symétriques d'excitation et d'inhibition. Je reviendrai sur les résultats obtenus par Biedermann sur cet objet, en discutant les résultats de mes propres recherches. Auparavant, il est intéressant d'examiner si quelques faits montrent la possibilité de retrouver sur le muscle strié les effets d'inhibition qui apparaissent d'une façon si visible sur le muscle lisse et le muscle cardiaque, dans la région anodique à la fermeture, dans la cathodique à l'ouverture. Ce point est résolu, dans le sens de l'affirmative, si l'on s'adresse, comme l'a fait Biedermann (1), à un muscle en état de contraction durable, dans lequel, par conséquent, les effets de relâchement pourront, s'ils existent, se manifester dans toute leur ampleur. Un sartorius de Grenouille vétratrinisé répond à un choc d'induction par une secousse comportant un long plateau tétanique ; si, pendant cette période, on fait passer dans le muscle le courant galvanique, la moitié anodique se décontracte visiblement ; au contraire, à l'ouverture du courant, c'est la moitié cathodique qui se relâche, l'autre revenant à son état primitif de contraction.

RECHERCHES PERSONNELLES

A. — CŒUR DES GASTÉROPODES PULMONÉS.

Ainsi que le montre l'exposé précédent, il n'y a pas à envisager, dans les réactions du muscle au courant galvanique, uniquement des effets d'excitation : il apparaît également des manifestations toutes différentes, des inhibitions liées d'une façon évidente aux modifications polaires du tissu considéré. L'étude expérimentale qui va maintenant être exposée mettra en évidence, avec la netteté d'un schéma, la symétrie remarquable avec laquelle s'opposent ces effets d'excitation et d'inhibition (2). De plus, l'objet qui a servi aux expériences, le cœur des Gastéropodes Pulmonés, présente, à première vue, une

(1) BIEDERMANN. — Beiträge zur allgemeinen Nerven- und Muskelphysiologie, XVIII (*Sitzungsber. der Wiener Akad.*, XCII, 1883).

(2) L. LAPICQUE et H. CARDOT. — *Soc. de biologie*, juillet 1909.

H. CARDOT. — *Journ. de Physiol. et de Pathol. gén.*, 1909, n° 5.

exception des plus frappantes à la loi polaire de Pflüger, à tel point que j'avais tout d'abord envisagé le cœur de ces Mollusques comme présentant un exemple typique de l'inversion des actions polaires. Une analyse expérimentale plus serrée me permet de donner aujourd'hui une explication satisfaisante des phénomènes observés.

Structure anatomique de l'organe. — Le cœur des Gastéropodes Pulmonés est réduit à un tube contractile divisé en deux compartiments : une oreillette, qui se soude à la veine pulmonaire, et un ventricule, séparé de la première par un sillon auriculo-ventriculaire au niveau duquel la paroi se réduit à une mince couche conjonctive. Ce cœur, logé dans la chambre péricardique, est ainsi libre au milieu des tissus environnants et fixé seulement à ses deux extrémités, d'une part à la veine pulmonaire, d'autre part au tube digestif par la branche aortique qui enlace celui-ci.

L'examen microscopique montre que le myocarde des Mollusques est assez semblable à celui des Vertébrés inférieurs (1) : il est formé de travées musculaires, plus épaisses et plus serrées dans le ventricule que dans l'oreillette et réunies par du tissu conjonctif. Ces travées sont constituées par des fibres musculaires d'un faible diamètre, allongées, enchevêtrées les unes aux autres en un réseau compliqué. Ainsi qu'il est facile de s'en assurer, aucune des fibres musculaires de l'oreillette ne passe dans le ventricule ; toutes, au contraire, s'arrêtent au niveau du sillon auriculo-ventriculaire. Dans ces deux compartiments, leur direction générale est à peu près parallèle à l'axe longitudinal du tube cardiaque, ou peu oblique sur lui : en aucun cas ne se constate un rebroussement de la direction analogue à celui existant à la pointe du ventricule chez les Vertébrés. Chaque fibre est constituée par une colonne sarcoplasmique axiale, plus ou moins développée, avec noyaux, et entourée d'une écorce contractile de fibrilles striées simples. Les stries ne se correspondent pas dans les différentes fibrilles, mais se reproduisent souvent, en passant de l'une à l'autre, avec un léger décalage ; il en résulte

(1) MARCEAU. — *Archives d'anatomie microscopique*, VII, 1904.

souvent, pour la fibre musculaire, un aspect de striation oblique (1).

Il est important, dans l'étude de l'excitabilité d'un organe, de savoir sur quelle espèce de tissu peut tomber l'excitation. Des travaux relativement récents admettent que le cœur de l'Escargot est un organe uniquement musculaire et dépourvu d'éléments nerveux (2). Il semble pourtant, à l'examen des principales recherches faites à ce sujet, que cette opinion doive être définitivement écartée et qu'il faille considérer l'excitation de cet organe comme celle d'un appareil neuromusculaire. En effet, les expériences de A. J. Carlson (3) et de Ransom (4), les observations de Pompilian (5) ont nettement démontré l'existence de terminaisons nerveuses dans le cœur des Pulmonés, contrairement aux affirmations antérieures de F. Darwin (6), de Foster (7) et de Dew Smith (8). En revanche, l'existence d'un système ganglionnaire intrinsèque est plus douteuse : les seules données histologiques, à ma connaissance, ont été fournies par Dogiel (9) et Pompilian (5). Ces auteurs ont découvert dans le ventricule de l'Escargot des cellules unipolaires ou apolaires qui seraient, d'après leurs réactions histo-chimiques, de nature nerveuse. Somme toute, d'après ce rapide exposé de la question, on voit que toute conclusion, basée sur l'absence du tissu nerveux dans le cœur de l'Escargot, risquerait d'être entachée d'erreur. J'ai néanmoins placé mes expériences dans le chapitre de l'excitation musculaire, pour la raison que la répartition du courant à l'intérieur du tissu est totalement différente de celle qui est réalisée dans un tronc nerveux. Et d'autre part, il est nécessaire, pour expliquer les résultats obtenus, de faire appel à des manifestations qui ont été observées dans l'excitation purement musculaire. Mais

(1) MARCEAU. — *Loc. cit.*

(2) J. BEYNE. — *Journ. de Physiol. et de Pathol. gén.*, 1905.

(3) A. J. CARLSON. — *American Journ. of Physiol.*, XIV, 1905, p. 16.

(4) RANSOM. — *Journ. of Physiology*, V, 1885, p. 264.

(5) M. POMPILIAN. — *Soc. de biologie*, 1900, p. 185.

(6) FR. DARWIN. — *Journ. of Anatomy and Physiology*, X, 1876, p. 506.

(7) FOSTER. — *Pflüger's Archiv*, V, p. 491.

(8) FOSTER et DEW-SMITH. — *Arch. der mikr. Anat.*, XIV, 1877, p. 317-321; *Stud. from the phys. Labor. in the Univ. of Cambridge*, 1875, p. 318.

(9) DOGIEL. — *Archiv der mikr. Anat.*, XIV, 1877, p. 59 et XV, 1878, p. 95.

s'il m'est impossible de déterminer, dans les phénomènes qui vont être décrits, quelle part revient au muscle, et quelle revient au tissu nerveux, je tiens à faire remarquer qu'il ne faut pas se méprendre sur les conditions physiologiques des expériences et qu'il faut vraisemblablement voir dans les réponses du cœur de l'Escargot à l'excitation galvanique celles d'un appareil neuro-musculaire.

Technique. — Les expériences portant sur les réactions du muscle cardiaque à tel ou tel agent nécessitent, pour l'interprétation commode des résultats obtenus, un rythme initial régulier. Cette condition ne se trouve généralement pas réalisée sur le cœur du Mollusque *in situ*. On se rend compte, en effet, en observant les contractions cardiaques chez les Mollusques à test très mince et transparent, tels que les Vitrines, les Hyalines, les Physes, que leur rythme est essentiellement irrégulier et qu'il suffit de la plus légère excitation pour le faire varier dans des proportions considérables. Ce fait ne surprend aucunement, si l'on songe que le cœur est soumis, en outre des actions nerveuses possibles et probables, à des conditions mécaniques particulières. En expérimentant sur un cœur isolé et suspendu par une de ses extrémités, l'autre portant un poids variable, on constate, conformément à des résultats déjà énoncés par Carlson (1) et Schönlein (2) pour le cœur de certains Invertébrés, que le rythme s'accélère au fur et à mesure que la tension longitudinale croît; ceci jusqu'à une certaine limite, au delà de laquelle il se produit, au contraire, un ralentissement rapide. J'ai également vérifié, sur le cœur isolé, d'anciennes expériences de Biedermann (3) qui montrent que le rythme s'accélère d'abord quand la pression intracardiaque augmente; puis, à partir d'une certaine valeur de pression, il se ralentit, et le cœur ne tarde pas à s'arrêter en systole. Or le cœur *in situ* est pour ainsi dire suspendu dans la chambre péricardique, entre l'orifice de la veine pulmonaire et l'aorte, c'est-à-dire entre deux points dont l'écartement varie avec le degré d'extension ou de rétraction de l'animal. De même, la quantité

(1) A. J. CARLSON. — *American Journ. of Physiol.*, XII, 1905.

(2) SCHÖNLEIN. — *Zeitschr. f. Biol.*, XXX, 1894, p. 187.

(3) W. BIEDERMANN. — *Sitzungsber. der Wiener Akad. d. Wiss.*, 1884.

de sang qui arrive à l'oreillette dépend énormément des mouvements de l'Escargot : ainsi, au moment de la rétraction, les sinus vasculaires des régions pédieuse et céphalique tendent à s'oblitérer et le sang afflue au cœur. On comprend donc que la tension longitudinale, la pression intracardiaque, et par suite le rythme des contractions, soient éminemment variables sur l'animal normal. Ce sont donc presque toujours des cœurs excisés et complètement isolés qui ont été utilisés.

Il est encore une autre condition qu'il importe de réaliser pour obtenir un rythme bien régulier. En raison d'une indépendance fonctionnelle assez considérable (on a vu ci-dessus qu'aucune fibre musculaire ne franchit le sillon auriculo-ventriculaire), l'oreillette et le ventricule peuvent pulser l'une par rapport à l'autre d'une façon tout à fait quelconque. Si, dans les conditions normales et chez l'animal au repos, chaque systole auriculaire est suivie d'une systole ventriculaire, il suffit d'excitations même légères pour opérer un véritable décrochement des deux rythmes, celui de l'oreillette étant, en général, le plus accéléré. Pratiquement, le ventricule, beaucoup plus musculéux que l'oreillette, se prête davantage à la méthode graphique. Tous les tracés qui suivent se rapportent ainsi à des ventricules isolés après ligature des régions aortique et auriculo-ventriculaire, et maintenus en extension suffisante pour qu'ils pulsent assez rapidement, le rythme dépendant, comme il est dit plus haut, de la tension longitudinale du muscle. La préparation est en général immergée, en tout ou en partie, dans une solution physiologique qui a été choisie empiriquement comme celle assurant la plus longue survie (jusqu'à quarante-huit heures) des cœurs qui y sont placés. Cette solution renferme, par litre, 5 grammes de chlorure de sodium et 0 gr. 01 de chlorure de calcium.

Les systoles peuvent être enregistrées au moyen d'une pince de Marey dont la pièce mobile, en aluminium, a été allégée le plus possible. Mais il est préférable d'utiliser un simple levier très léger dont la petite branche tend à déprimer le muscle, fixé à ses extrémités auriculaire et aortique : on enregistre, avec ce dispositif, les variations toniques du ventricule; la plupart des graphiques suivants sont obtenus par ce

procédé et se rapportent en général au ventricule d'*Helix pomatia*; mais tous les résultats acquis sur ce muscle ont été recherchés et retrouvés sur l'oreillette, et sur le cœur de quelques autres Pulmonés terrestres : *Arion rufus*, *Limax maximus* et *flavus*, *Helix aspersa*.

Résultats. — Il sort de mon programme actuel de m'arrêter sur les réponses du muscle aux chocs d'induction ou au courant induit. Il faut signaler pourtant qu'en amenant l'excitation par deux électrodes identiques, constituées par les cuillérons de la pince de Marey, des séries de chocs d'induction très rapprochés produisent, conformément aux expériences de Foster seul (1) et de Foster et Dew-Smith (2) sur le cœur pulsant d'Hélice ou d'Anodonte, de l'inhibition pour les intensités faibles, et de l'excitation, de la téτανisation, pour les intensités fortes. Dans les cas de deux secousses induites par fermeture et ouverture très rapprochées du circuit primaire, on passe, avec des excitations d'intensités croissantes, de l'absence de tout effet à des effets manifestes d'inhibition; souvent on obtient ensuite des excitations amenant une extrasystole suivie d'une très longue diastole; au delà enfin, on obtient la contraction permanente du muscle: le plus fréquemment, d'ailleurs, on passe d'emblée de l'inhibition pure et simple à la systole durable. Dans la zone des intensités où se manifeste seulement l'inhibition, on constate avec des chocs d'induction rapprochés que les effets inhibiteurs des différentes excitations s'ajoutent les uns aux autres. Enfin, en espaçant les secousses de fermeture et d'ouverture, on s'aperçoit que la seconde est prépondérante dans la production de l'inhibition. De ces résultats obtenus sur les Pulmonés terrestres, je ne veux, pour l'instant, tirer qu'un enseignement, qui est le suivant: l'ensemble des faits réunis par A. J. Carlson (3), Foster (4), Dew-Smith (5), Schoenlein (6),

(1) FOSTER. — *Pflüger's Archiv*, V, 1872.

(2) FOSTER et DEW-SMITH. — *Studies from the phys. laboratory in the Univ. of Cambridge*, 1875.

(3) A. J. CARLSON. — *Science*, XVII, 1903, p. 548.

(4) FOSTER. — *Loc. cit.*

(5) FOSTER et DEW-SMITH. — *Proceeding of the Royal Soc. London*, XXIII, 1875.

(6) SCHOENLEIN. — *Zeitschr. für Biol.*, XXX, 1894, p. 187.

Ransom (1) montre que le cœur des Mollusques appartenant aux groupes les plus divers, et de certains Tuniciers et Décapodes, répond aux courants induits d'une façon analogue à celle qui vient d'être décrite pour les Pulmonés terrestres, c'est-à-dire par un mélange d'excitation et d'inhibition, qui a, d'ailleurs, été parfois interprété à tort comme une excitation suivie de repos compensateur (1). Cette similitude dans les réponses au courant induit permet de supposer que les faits acquis pour l'excitation galvanique du cœur des Pulmonés terrestres, faits qui vont être décrits maintenant, sont susceptibles d'être généralisés dans des groupes zoologiques assez divers.

Dans l'excitation du muscle cardiaque pulsant, par fermetures et ouvertures brusques de courants constants, les résultats obtenus ont été d'une irrégularité et d'une imprécision extrêmes, tant que l'excitation était amenée par deux électrodes identiques placées au contact du cœur, et quelles que soient, d'ailleurs, les positions respectives de ces électrodes. En enregistrant, par le procédé indiqué ci-dessus, les variations de la tonicité du muscle, on obtenait, sur le tracé, tantôt une extrasystole suivie d'une pause diastolique plus ou moins allongée, tantôt, uniquement, des effets inhibiteurs: parfois le passage d'un courant constant provoquait l'accélération du rythme, d'autres fois, au contraire, son ralentissement; et ces différentes réactions se succédaient, se mélangeaient d'une manière absolument quelconque, impossible à prévoir à l'avance.

Au contraire, en différenciant les deux électrodes selon le procédé dit d'excitation unipolaire, les réponses obtenues ont été rigoureusement les mêmes avec toutes les préparations et susceptibles d'être prévues *a priori*.

Le dispositif expérimental était alors le suivant (fig. 33). Le ventricule, ligaturé à ses deux extrémités, auriculaire et aortique, est placé verticalement de telle sorte que sa moitié inférieure soit seule immergée dans la solution physiologique. L'électrode différenciée *a* est constituée par un fil d'argent

1) RANSOM. — *Journ. of Physiol.*, V, 1885, p. 261.

chloruré touchant la partie supérieure du ventricule par une surface de contact aussi petite que possible. Un deuxième fil d'argent aboutit à la solution physiologique, qui baigne la moitié inférieure de l'organe et représente l'électrode à large surface de contact. Ces deux électrodes sont reliées à deux lames de zinc amalgamé plongeant dans une gouttière remplie d'une solution de sulfate de zinc. L'une de ces lames, A, correspon-

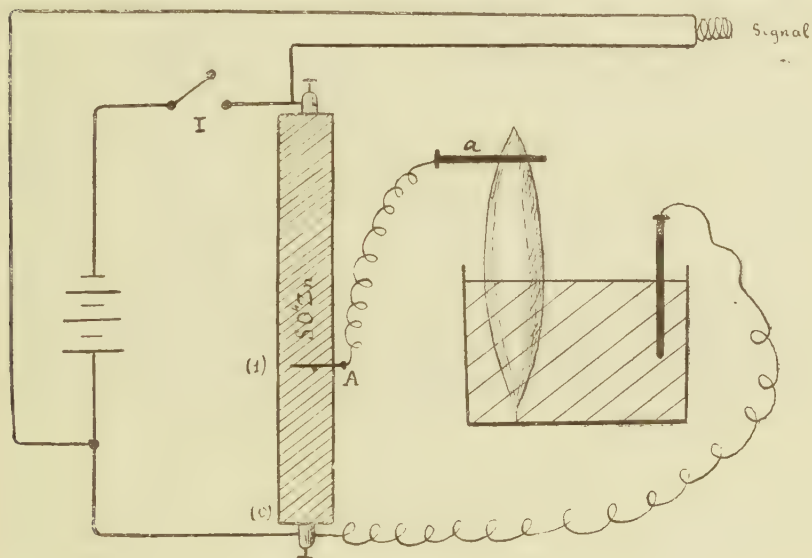


Fig. 33.

dant à l'électrode à petite surface, peut être déplacée dans la gouttière, l'autre lame étant fixée à l'une des extrémités. La gouttière est reliée par ses deux extrémités aux bornes d'un accumulateur (f.e.m. 2v). Ce dispositif permet donc d'avoir entre les deux lames de zinc une différence de potentiel qui augmente avec leur écartement. Le courant est fermé ou ouvert à l'aide d'un interrupteur I; l'inscription de ces opérations est effectuée par un signal branché en dérivation sur le circuit.

Les effets obtenus à l'aide de ce dispositif d'excitation peuvent être d'une grande pureté; la condition nécessaire et suffisante est la différenciation maxima des deux électrodes. Chaque fois que l'expérience n'était pas absolument nette, il a toujours suffi, soit de diminuer la surface de contact de l'électrode diffé-

renciée avec le cœur, soit, au contraire, d'augmenter celle de l'électrode diffuse, c'est-à-dire d'immerger une partie plus considérable de la préparation, pour obtenir des réactions pures et constamment identiques à elles-mêmes.

1° *Excitation avec l'anode comme électrode différenciée.* — On opère des passages de courants rectangulaires d'intensité convenable : f.e.m. $< 0^{\circ},5$; le circuit d'excitation ne comporte pas d'autre résistance que la préparation et la solution qui la baigne.

On constate alors, dans le cas où l'électrode différenciée est l'anode, et en agissant sur le cœur pulsant, que la fermeture donne lieu à une systole supplémentaire. Il est même possible, l'excitation de fermeture tombant à un moment propice, d'obtenir la fusion des deux systoles.

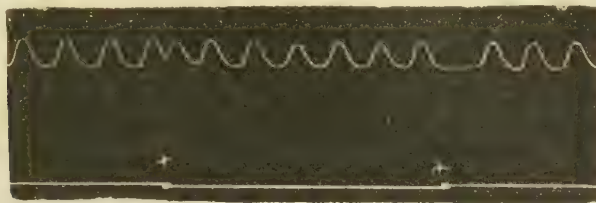
Pendant la durée de passage du courant, si elle n'est pas prolongée d'une manière exagérée et si l'intensité n'est pas trop forte, le rythme cardiaque ne semble pas sensiblement modifié; mais avec des courants plus intenses, on obtient parfois pendant toute la durée du passage une accélération du rythme.

À l'ouverture, il se produit, non pas une excitation, mais, au contraire, une inhibition, c'est-à-dire une pause diastolique plus ou moins allongée (fig. 34, *a*).

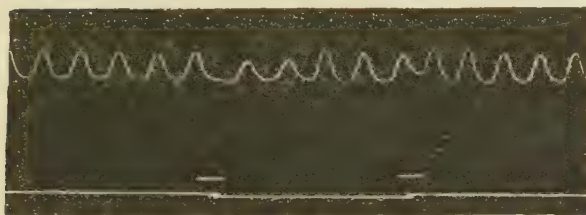
2° *Excitation avec la cathode comme électrode différenciée.* — Les phénomènes sont, quand l'électrode particulière est négative, exactement inverses de ceux qui viennent d'être rapportés: c'est-à-dire que la fermeture provoque l'inhibition du muscle cardiaque, que l'ouverture produit l'excitation, d'où la possibilité d'obtenir des systoles bigémées. Comme dans le premier cas, le rythme ne semble pas altéré pendant le passage du courant (fig. 34, *b*), à condition que l'intensité ne soit pas trop forte; sinon, il est considérablement ralenti, et même le cœur peut rester relâché en diastole pendant tout le temps que passe le courant.

Une fois ces faits observés, il n'y a eu aucune difficulté à obtenir à volonté uniquement, soit l'un, soit l'autre des effets inhibiteur ou excitateur, le problème se trouvant ramené à supprimer ou l'effet de la fermeture du courant ou l'effet

de l'ouverture. On peut obtenir ce résultat en remplaçant les courants rectangulaires par des courants s'établissant par une pente ascendante très douce, et terminés par une ouverture



a, l'électrode différenciée est l'anode.



b, l'électrode différenciée est la cathode.

Fig. 34. — Fermetures et ouvertures de courants rectangulaires ; ventricule d'*Helix pomatia*.

brusque, ou par des courants à fermeture brusque et se continuant par une pente descendante très douce. Ceci revient pratiquement, après avoir fermé le circuit en I (fig. 33), à faire glisser la lame A de la position 0 à la position 1, puis à rouvrir le circuit; ou bien, A étant au préalable dans la position I, à fermer en I et à amener A de 1 à 0; puis à rouvrir en I, alors que le courant a déjà cessé de passer dans le circuit d'excitation. Cette manière de faire permet de repérer sur le tracé, à l'aide du signal, la durée du passage du courant, mais non sa forme. Pratiquement, étant donnée la lenteur de l'objet mis en expérience, les variations de l'intensité du courant et, par suite, les déplacements de la lame A devront être très réguliers et très lents. Il résulte, en effet, des expériences de L. Lapique (1) et de K. Lucas (2) que des muscles à con-

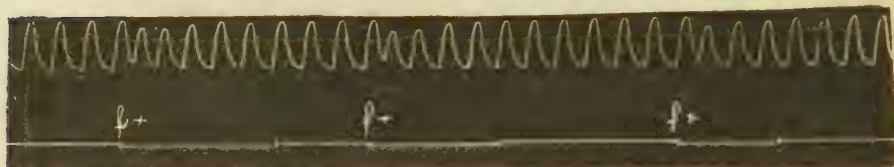
(1) L. LAPIQUE. — *Soc. de biologie*, décembre 1907 et janvier 1908.

(2) KEITH LUCAS. — *Journ. of Physiology*, décembre 1907.

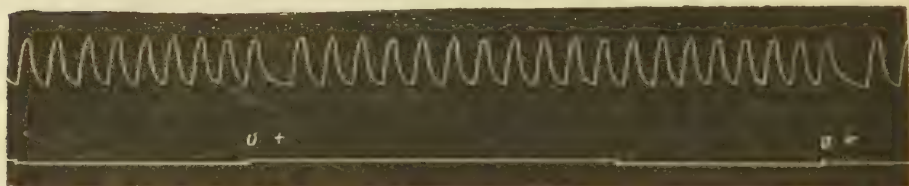
traction lente, c'est-à-dire à grande chronaxie sont, pour des courants à variation lente, excités plus facilement que des muscles à petite chronaxie.

L'inefficacité ne sera donc réalisée, dans le cas particulier de nos expériences, qu'avec des pentes très faibles du courant.

Nous reproduisons ici les différents cas réalisés en suppri-



a, excitations de fermeture.



b, excitations d'ouverture.

Fig. 33. — Excitations avec l'anode différenciée : ventricule d'*Helix pomati*.

En raison du dispositif décrit dans le texte, dans cette figure et les suivantes, le signal indique à la fois la fermeture et l'ouverture du courant; en réalité, c'est seulement soit l'une, soit l'autre qui doit être prise en considération.)

mant soit l'excitation d'ouverture, soit celle de fermeture. Les résultats peuvent se résumer de la façon suivante :

Anode différenciée...	{ Fermeture	excitation	fig. 33, <i>a</i> .
	{ Ouverture.....	inhibition	fig. 33, <i>b</i> .
Cathode différenciée.	{ Fermeture.....	inhibition	fig. 36, <i>a</i> .
	{ Ouverture.....	excitation	fig. 36, <i>b</i> .

On voit donc qu'on arrive à une dissociation parfaite des deux manifestations, et, par conséquent, que les effets d'inhibition sont, de la même façon que les effets d'excitation, sous l'influence de la pente du courant.

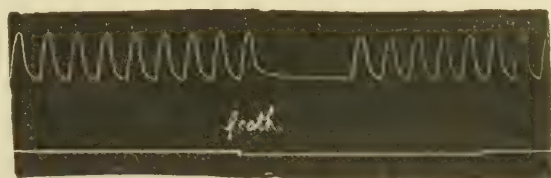
Cette analyse expérimentale montre la possibilité d'obtenir à volonté un effet ou l'autre par une différenciation convenable des électrodes et en employant des passages de courant d'une

forme telle que seule la fermeture soit efficace, ou que seule l'ouverture le soit. On arrive donc à la conclusion que *les effets*

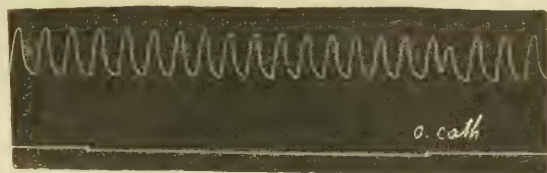
d'excitation se manifestant à la fermeture quand l'électrode à petite surface est positive, à l'ouverture quand elle est négative, ne sont pas, avec l'organe étudié, les seuls qui se manifestent lors de l'excitation électrique : ils sont accompagnés d'effets antagonistes d'in-

hibition se présentant également comme des actions polaires. On voit, en se reportant à l'exposé historique par lequel le chapitre débute, que cette constatation n'est pas absolument nouvelle. Néanmoins, l'intérêt que présente à ce point de vue l'organe que nous avons étudié est considérable, puisqu'il est possible d'effectuer une séparation absolue de ces effets contraires et l'obtention de chacun d'eux avec une pureté complète.

On conçoit, dès lors, la grande variabilité des réponses obtenues quand les surfaces de contact des deux électrodes ne sont pas très différentes l'une de l'autre, ceci sans rien préjuger, d'ailleurs, quant à la localisation polaire des manifestations observées. En effet, dans le cas de deux électrodes égales, à chaque fermeture ou à chaque ouverture, l'excitation à un pôle est accompagnée d'une inhibition non négligeable à l'autre pôle, et les deux phénomènes pourront interférer d'une manière quelconque. Au contraire, dans le cas d'électrodes très inégales, comme dans les expériences précédentes, il est vraisemblable que les manifestations qui se passent à l'un des pôles — il faudra préciser lequel — deviennent négligeables vis-à-vis de celles qui siègent à l'autre. Il est bien probable que la pause compensa-



a, excitations de fermeture.



b, excitations d'ouverture.

Fig. 36. — Excitations avec la cathode différenciée : ventricule d'*Helix pomatia*.

trice, observée après les extrasystoles par Schönlein ¹⁾ chez l'Aplysie, par Ransom ²⁾ chez les Céphalopodes, tient simplement à un mélange de deux effets inhibiteur et excitateur, exactement comme cela se voit souvent dans l'excitation bipolaire du ventricule de l'Escargot.

Une question restait, toutefois, à résoudre : les effets d'inhibition obtenus auraient pu être dus à la mise en jeu d'un appareil nerveux localisé. J'ai cherché à résoudre ce point en déplaçant l'électrode particulière, tantôt vers le sillon auriculo-ventriculaire, tantôt au contraire vers l'extrémité aortique du cœur. En aucun cas, les réactions n'ont été modifiées par un tel déplacement. De même, rien n'est altéré dans les phénomènes précédents, quand le cœur est laissé *in situ*, le péricarde étant simplement incisé pour permettre de placer sur la paroi du ventricule le fil d'argent chloruré fonctionnant comme électrode à petite surface, le contact du cœur et des tissus environnants étant pris comme électrode à large surface. On constate ainsi, lorsque l'électrode différenciée est positive, une systole ventriculaire surnuméraire à la fermeture du courant, un relâchement diastolique à l'ouverture; inversement, avec la cathode différenciée : arrêt momentané des pulsations après la fermeture, extrasystole à l'ouverture. Avec cette manière d'opérer, il est aisé de s'assurer, de plus, que l'oreillette se comporte exactement comme le ventricule, c'est-à-dire que ses réactions sont, en tous points, celles qui viennent d'être énoncées ci-dessus. Par conséquent, à part la différenciation des électrodes, les résultats semblent bien être indépendants des contingences expérimentales, et, en outre, *les effets d'inhibition ne résultent pas de la mise en jeu d'un appareil inhibiteur local, mais correspondent à une propriété de l'ensemble de la paroi cardiaque.*

La symétrie qui se manifeste d'une façon frappante dans ces expériences, entre l'inhibition et l'excitation, ne se poursuit pas pourtant jusqu'aux limites extrêmes de l'analyse expérimentale. On aurait pu en effet supposer que le muscle était d'autant plus apte à présenter de l'inhibition que son tonus était initialement plus considérable, alors qu'il répondrait, au

1) SCHÖNLEIN. — *Zeitschr. für Biol.*, XXX, 1894, p. 187.

(2) RANSOM. — *Journ. of Physiol.*, V, 1883, p. 261.

contraire, fortement à une action excitante quand il était très relâché. De fait, en s'adressant à un ventricule d'Escargot contracturé par une violente excitation mécanique ou par un procédé qui consiste à le distendre brusquement en augmentant la pression à l'intérieur de sa cavité, j'ai constaté, après Biedermann (1), qu'on n'obtient plus, bien entendu, que les actions

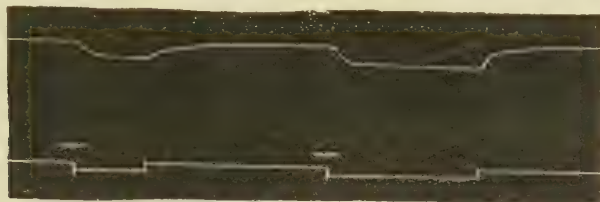


Fig. 37. — Excitations de fermeture et d'ouverture avec la cathode différenciée, agissant sur un ventricule contracturé d'*Helix pomatia*.

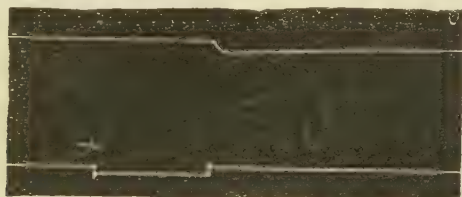


Fig. 38. — Excitations de fermeture et d'ouverture avec l'anode différenciée; ventricule contracturé d'*Helix pomatia*.

inhibitrices; c'est-à-dire que, comme les figures 37 et 38 le mettent en évidence, la fermeture du courant produit, quand l'électrode à petite surface est la cathode, une considérable diminution du tonus, qui persiste pendant le passage, si l'intensité est suffisante; à l'ouverture, le ventricule revient à l'état contracturé primitif. Au contraire, dans le sens inverse du courant, la fermeture, qui sur le cœur pulsant donne une contraction, reste ici absolument sans effet, alors que l'ouverture fait apparaître un très visible relâchement ventriculaire, qui persiste quelques secondes. En augmentant l'intensité des excitations, on constate que les effets restent identiques à eux-mêmes dans la zone des courants forts. D'après ceci, il était donc intéressant de rechercher s'il existait pour ces deux sortes d'actions, excitatrice et inhibitrice, en se plaçant

(1) W. BIEDERMANN. — *Elektrophysiologie*, 1^{re} partie, 1895, p. 221.

très peu au-dessus du seuil des effets correspondants, des périodes réfractaires s'étendant à telle ou telle partie de la révolution cardiaque; et, si oui, de comparer les posi-

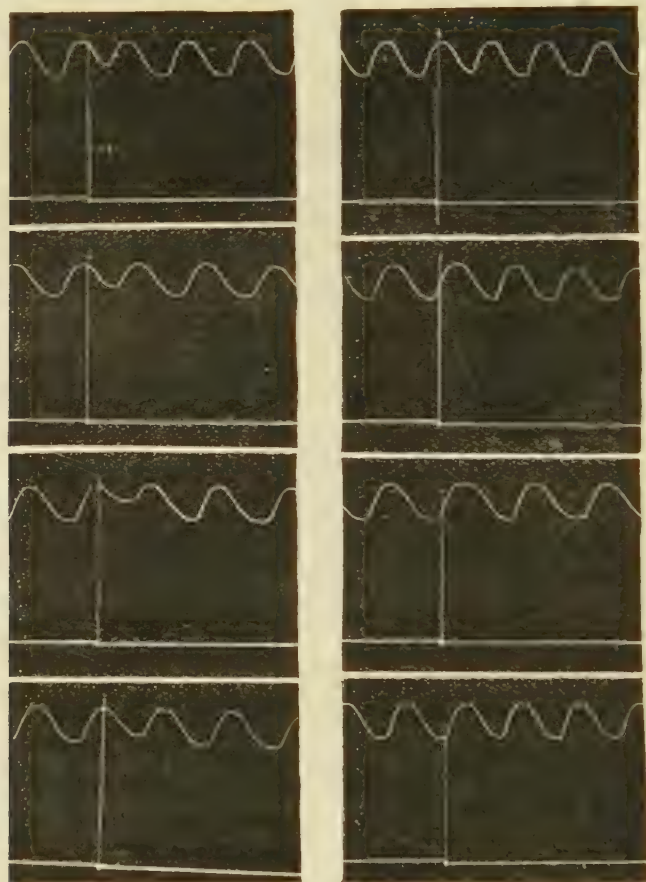


Fig. 39. — Fermetures avec l'anode différenciée (ventriculaire d'*Helix pomatia*). Ces traces et les suivantes mettent en évidence la période réfractaire.

tions de ces deux périodes réfractaires, l'une par rapport à l'autre. En employant des excitations de fermeture, quand l'électrode différenciée est l'anode, et d'ouverture quand elle est la cathode, on se rend compte qu'elles sont inefficaces lorsqu'elles tombent dans l'intervalle de temps séparant le début de la systole du maximum de contraction; elles ont, au contraire, leur maximum d'effet dès le début du relâchement et dans

la première partie de la diastole (fig. 39 et 40). D'autre part, en faisant usage des excitations symétriques des précédentes : ouverture avec électrode différenciée positive, fermeture avec électrode différenciée négative, il est facile de constater, pour ces actions inhibitrices, l'existence d'une période réfractaire; à l'inverse de ce qu'on aurait pu supposer *a priori*, — et c'est là que la symétrie constatée jusqu'ici entre l'inhibition et l'excitation ne se poursuit

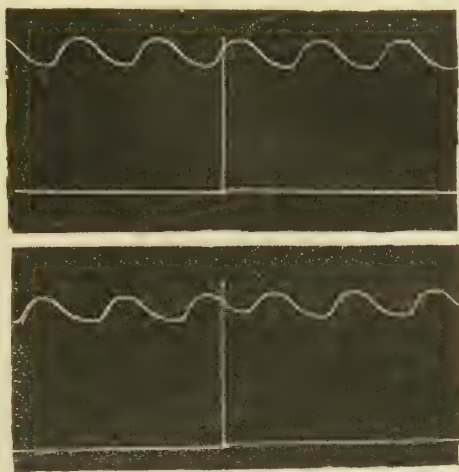


Fig. 40. — Ouverture avec la cathode différenciée; ventricule d'*Helix pomatia*.

plus, — cette période coïncide exactement avec la première (fig. 41 et 42). Bien entendu, dans les deux cas, la période réfractaire devient de plus en plus étroite au fur et à mesure que croît l'intensité des excitations.

Pour le sujet traité dans ce travail, le point le plus important à retenir est le suivant : *les réponses du cœur de l'Escargot à l'excitation galvanique semblent totalement en opposition avec la formule d'excitation de Pflüger, si l'on admet que l'électrode à petite surface a la prépondérance dans l'excitation*; en effet, s'il en était ainsi, ce seraient donc la fermeture anodique et l'ouverture cathodique qui seraient les agents de l'excitation du muscle. Moi-même, j'ai considéré, à un certain moment, qu'il s'agissait effectivement d'une exception réelle à la formule normale d'excitation (1). Mais n'a-t-on pas vu, d'après l'exposé historique, que de simples modifications dans la distribution du courant à l'intérieur d'un tissu suffisent à altérer la loi d'excitation, sans qu'on puisse songer aucunement à une inversion véritable des actions polaires? N'a-t-on pas ici quelque chose de semblable? Il est permis de le croire et, pour élucider

1) H. CARDOT. — *Loc. cit.*

cette question, il importe d'étudier ce qui se passe quand la

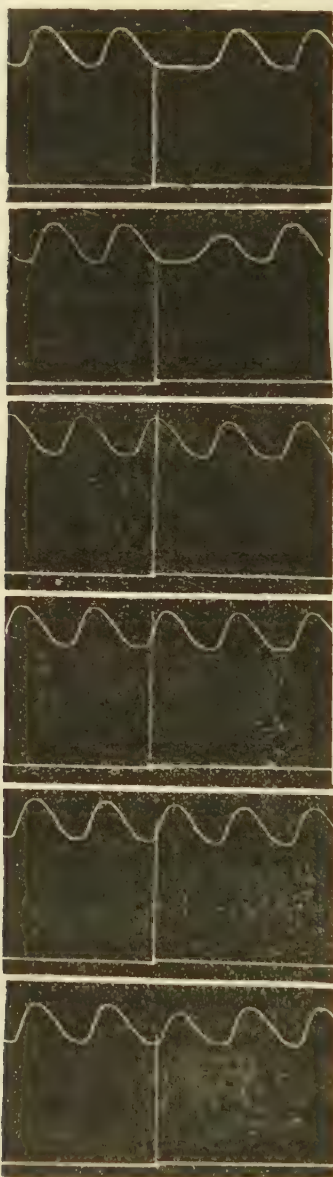


Fig. 41. — Ouvertures avec l'anode différenciée; ventricule d'*Helix pomatia*.

répartition du courant à l'intérieur de l'organe vient à être modifiée. Par exemple, adressons-nous, cette fois, à l'excitation bipolaire faite par deux électrodes placées, l'une dans la région auriculaire, l'autre dans la région aortique d'un ventricule suffisamment ralenti pour permettre de suivre la propagation de la contraction. On voit alors, conformément

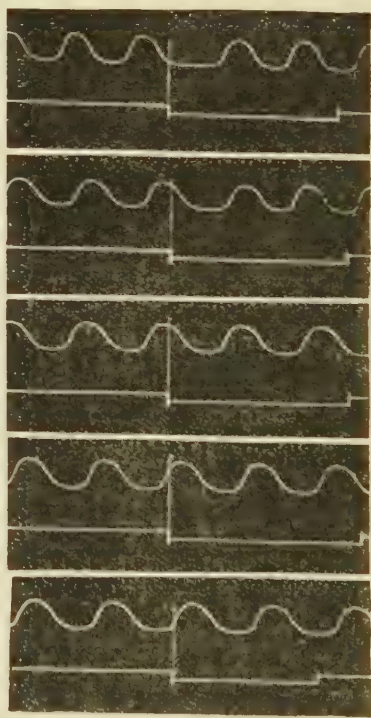


Fig. 42. — Fermetures avec la cathode différenciée; ventricule d'*Helix pomatia*.

faillours aux affirmations de Foster et de Dew-Smith (1), la

1) FOSTER et DEW-SMITH. — *Stud. from the physiol. Lab. in the Univ. of Cambridge*, 1875, p. 318-343.

contraction due à la fermeture du courant constant partir de la cathode et progresser vers l'anode, tandis qu'inversement celle d'ouverture va de l'anode à la cathode. Et si l'on ajoute que Biedermann (1), en opérant de la même façon sur un cœur d'Escargot contracturé, a constaté à la fermeture un relâchement diastolique partant de l'anode et se dirigeant vers la cathode, on ne peut plus guère douter que la fibre cardiaque des Mollusques ne se comporte d'une façon normale, quant à ses réponses à l'excitation galvanique, et il faut penser que l'exception obtenue en employant deux électrodes à surfaces de contact très dissemblables est plus apparente que réelle. Effectivement, en examinant à la loupe binoculaire le ventricule excité dans ce dernier dispositif, on peut constater, à la fermeture du courant avec l'anode différenciée, que si l'ensemble de l'organe se contracte, il reste, au contact immédiat de l'électrode positive et du tissu, une petite plage ne semblant pas participer à la contraction ; au contraire, avec l'électrode différenciée négative, il se dessine, sous la cathode, une contraction de fermeture extrêmement localisée, alors que le reste du ventricule se maintient en diastole. Dès lors, comment traduire ces manifestations autrement que de la façon suivante : lorsque l'électrode différenciée est négative, la contraction de fermeture, qui se produit au point de sortie du courant hors de l'organe, reste très localisée, parce que, partout ailleurs, les effets inhibiteurs des anodes physiologiques l'emportent sur les effets excitateurs des cathodes et préviennent la propagation de l'excitation ; inversement, lorsque l'électrode différenciée est positive, le muscle reste relâché au point d'entrée du courant, conformément à la loi de Pflüger, mais partout ailleurs, l'effet des cathodes physiologiques a la prépondérance sur celui des anodes, et les fibres se contractent. Or, dans quelles conditions s'obtiennent ces apparences paradoxales ? Précisément quand l'une des électrodes instrumentales est punctiforme et l'autre à très large surface, c'est-à-dire quand les fibres musculaires sont coupées transversalement ou

(1) W. BIEDERMANN. — Beiträge zur allgemeinen Nerven- und Muskelphysiologie, XIV (*Sitzungsber. der Wiener Acad.*, LXXXIX, 1884) ; *Elektrophysiologie*, 4^{re} partie, 1895, p. 222.

obliquement par un faisceau de lignes de force très divergentes. Cette condition revient à la suivante : à l'inverse de ce qui se passe quand les lignes de force sont presque parallèles les unes aux autres et parallèles à la direction générale des fibres, la plupart de ces lignes abordent ici chacune des fibres pour en ressortir presque aussitôt; il en résulte qu'autour de l'électrode physiologique correspondant, sur une fibre donnée, à l'électrode instrumentale différenciée, se forment des électrodes accessoires du signe opposé. Dès lors, il ne faut pas s'étonner de voir apparaître des phénomènes perturbateurs dus à ces pôles accessoires. Ces perturbations consistent essentiellement en ce qu'il se produit des contractions autour de l'anode physiologique, quand l'électrode différenciée est positive, et, quand celle-ci est négative, une inhibition autour de la cathode physiologique. Ces faits et l'explication que j'en donne cadrent entièrement avec le cas, exposé par Biedermann (1), de l'uretère excité *in situ*, ou hors de l'organisme sur un épais conducteur électrolytique : l'inversion apparente de la loi polaire doit relever, dans ces divers cas, exactement des mêmes causes. On doit donc s'attendre à trouver, sur différents organes, des exceptions apparentes à la loi normale d'excitation, avec une disposition convenable des électrodes, chaque fois que, sur les organes étudiés, les effets d'inhibition sont faciles à obtenir.

J'exposerai encore ici brièvement les réactions de deux autres muscles lisses à l'excitation galvanique : il s'agit de rétracteurs céphaliques et de la sole pédieuse de certains Gastéropodes Pulmonés.

B. — RÉTRACTEURS CÉPHALIQUES DE *Limnaea flumens*.

Ces deux muscles à fibres parallèles naissent, chez les Limaciens, d'un tronc commun dont la racine dorsale représente le columellaire des Gastéropodes testacés. Ce tronc se dirige vers la partie antérieure et ventrale et se divise, à l'endroit où il est croisé par l'artère céphalique, en rétracteurs

1) W. BIEDERMANN. — *Pflüger's Archiv*, XLV, 1889, p. 369; *Electrophysiologie*, 4^{re} partie, 1895, p. 246-248.

céphaliques droit et gauche et en un troisième chef musculaire, le rétracteur pharyngien. La préparation de ces muscles est d'une grande facilité : on conserve la région dorsale du tégument où s'insère le tronc commun et l'on isole, après section du rétracteur pharyngien à son origine, les deux rétracteurs céphaliques, en posant à leur terminaison à la base des tentacules une solide ligature. On les sectionne alors entre la ligature et les tentacules. Le lambeau de tégument sur lequel s'insère le tronc commun est épinglé sur une planchette de liège, et l'extrémité libre de chaque rétracteur est reliée à un petit levier. A la suite de la dissection, les muscles présentent toujours une contraction tonique et il est nécessaire, avant d'opérer, de les laisser environ une heure au repos à l'abri de la dessiccation. Cette préparation réalise, pour le muscle lisse, les conditions de l'expérience d'Engelmann (1) sur le sartorius dédoublé à l'une de ses extrémités en deux chefs musculaires. Il suffit de placer les deux électrodes (fils d'argent chloruré) transversalement, l'une, par exemple la cathode, à l'extrémité du rétracteur droit, l'autre, l'anode, à l'extrémité du rétracteur gauche. On observe alors, en opérant avec des intensités croissantes, qu'il apparaît d'abord une contraction de fermeture du rétracteur droit, puis, pour une excitation plus forte, également une contraction du gauche, cette dernière due assurément à l'action de la cathode diffuse. A l'ouverture, on voit parfois une contraction du rétracteur gauche, alors qu'à droite rien de semblable ne se manifeste dans la limite des intensités utilisées.

C. — SOLE PÉDIEUSE DE L'ÉSCARGOT.

Je signalerai simplement ici pour mémoire les réponses très nettes de la sole pédieuse de l'Éscargot (*Helix pomatia*) quand on l'excite dans certaines conditions par le courant galvanique.

Un pied d'*Helix pomatia*, préparé avec ses nerfs selon le

(1) T. W. ENGELMANN. — *Jenaische Zeitschrift für Medicin und Naturwissenschaft*, III, 1867, p. 445.

procédé indiqué par M. et L. Lapicque (1), est excité à l'aide de deux fils d'argent chloruré, l'un en contact avec les nerfs et fonctionnant comme électrode à petite surface, l'autre se comportant comme électrode diffuse, en contact avec la masse des tissus. Dans ces conditions, la contraction de fermeture apparaît à des intensités beaucoup plus faibles quand l'électrode nerveuse est négative que quand elle est positive. C'est donc là absolument le cas normal. Au contraire, si on fait porter l'excitation directement sur la sole pédieuse, à l'aide de deux fils d'argent chloruré croisant transversalement celle-ci, on note, à la fermeture du courant, un rétrécissement, un pincement du pied au niveau de l'anode. Inversement, à l'ouverture, c'est à la cathode qu'apparaît le rétrécissement. Le phénomène s'observe aussi d'une façon très nette sur l'Escargot intact, rampant à la surface d'une lame de verre, sur laquelle sont disposés deux fils d'argent parallèles servant d'électrodes. A la fermeture, l'animal rétracte le bord de son pied au niveau de l'anode : à l'ouverture, le même phénomène se produit à la cathode.

Il suffit de se représenter quelle est la complexité de l'organe en question, formé de fibres enchevêtrées à trois directions principales : longitudinale, transversale et oblique, pour se convaincre qu'il serait illusoire de tenter de schématiser la répartition du courant vis-à-vis de ces diverses fibres. Mais il est permis de supposer qu'ici non plus il ne s'agit pas d'une exception réelle à la loi d'excitation, mais de manifestations dues à l'activité de pôles secondaires et provoquant la contraction de telles ou telles fibres rétractrices des bords du pied. C'est ainsi d'ailleurs que sur un autre organe musculéux complexe, l'intestin des Vertébrés, j'ai signalé plus haut, d'après Biedermann (2), qu'il se produisait à la fermeture du courant un resserrement à l'anode, c'est-à-dire quelque chose de complètement comparable à ce qui s'observe sur le pied de l'Escargot : et dans ce cas, une série de recherches sur des muscles analogues avait permis une explication conforme à la théorie de Pflüger.

(1) L. et M. LAPICQUE. — *C. R. Acad. des sciences*, 40 juillet 1911.

(2) W. BIEDERMANN. — *Zur Physiologie der glatten Muskeln (Pflüger's Archiv, XLVI, 1890, p. 399.*

La considération d'organes à structure aussi complexe que ceux dont il vient d'être immédiatement question me semble peu intéressante lorsqu'il s'agit d'analyser le mécanisme des actions polaires. Aussi l'expérience précédente ne me paraît-elle pas avoir, au point de vue qui nous occupe, plus de signification que les observations faites par Nagel (1), que je rappelle ici pour mémoire. Cet auteur a constaté, sur des animaux aquatiques, principalement des Invertébrés, recevant au sein de leur milieu naturel l'excitation galvanique, des mouvements, des contractions, tantôt en accord, tantôt en désaccord avec la loi polaire. Tenir compte ici de cas aussi complexes pour infirmer la généralité de la loi de Pflüger me semble aussi hasardeux que d'expliquer par cette même loi, comme l'ont fait Blasius et Schweizer (2), l'orientation dans un champ électrique et la galvano-narcose chez les poissons.

CONCLUSIONS

L'étude critique des documents accumulés dans la littérature relativement à l'excitation galvanique du muscle et les recherches expérimentales que j'ai entreprises sur ce même sujet m'amènent à conclure que, *sur la fibre musculaire normale, l'excitation de fermeture se produit toujours au point de sortie du courant et celle d'ouverture au point d'entrée*. Cette proposition, admise à peu près sans contestation pour le muscle strié normal, peut, à première vue, paraître moins certaine quand on s'adresse au muscle lisse. Pourtant, toutes les fois que l'objet étudié se prête à une analyse expérimentale un peu serrée, c'est finalement à cette même conclusion qu'on aboutit. En particulier pour le cœur des Mollusques, qui semblait constituer une si frappante exception à la loi de Pflüger lorsqu'on utilisait le dispositif dit d'excitation unipolaire, la discussion précédente a montré qu'en réalité il importe de ne pas oublier que chaque fibre possède deux électrodes physiologiques et qu'il ne suffit pas que la cathode, par exemple,

(1) W. NAGEL. — *Pflüger's Archiv*, LI, 1891, et LIII, 1893, p. 332.

(2) F. BLASIUS et F. SCHWEIZER. — *Pflüger's Archiv*, LIII, 1893, p. 493.

soit l'électrode instrumentale différenciée pour que, dans les diverses fibres, les cathodes physiologiques l'emportent en action sur les anodes physiologiques. En effet, dans le cas envisagé, c'est exactement l'inverse qui se produit, en sorte qu'il est erroné de regarder l'électrode diffuse comme indifférente : c'est, au contraire, son influence qui est prépondérante dans tout l'ensemble du muscle, exception faite de la très petite portion située sous l'électrode différenciée. Cette réserve faite, mes expériences m'amènent à conclure qu'à côté des excitations qui se produisent véritablement à la cathode physiologique pour la fermeture, à l'anode physiologique pour l'ouverture, il existe des actions antagonistes et symétriques des premières : ces effets d'inhibition se présentent également comme des phénomènes polaires, prenant naissance à l'anode physiologique lors de la fermeture, à la cathode physiologique lors de l'ouverture, et dépendent, de la même façon, de la pente d'établissement ou de rupture du courant. Pas plus que pour le nerf, il ne doit être question, pour le muscle normal, d'excitation de fermeture au pôle positif ou d'ouverture au pôle négatif.

Il reste à interpréter des faits bien connus, observés sur des muscles dégénérés ou mourants. Aeby (1) fut un des premiers à signaler sur le sartorius curarisé que l'excitation de fermeture, d'abord prépondérante vers un des pôles, pouvait, par vieillissement ou fatigue de la préparation, se déplacer vers le domaine polaire opposé. Et cet auteur, qui se refusait à voir dans l'excitation musculaire un processus limité à un des pôles, expliquait aisément ce phénomène par une diminution de l'excitation dans une des régions du muscle. Le résultat expérimental précédent a été, peu de temps après, confirmé par Engelmann (2). D'autre part, un grand nombre de faits analogues, dont il a été question dans un des chapitres précédents, ont été rassemblés par les électrothérapeutes sur des muscles dont les nerfs sont devenus inexcitables. Quelle explication donner de ce déplacement de l'excitation d'un pôle à l'autre ? Faut-il donc admettre que, par exemple, l'excitation

(1) CH. AEBY. — *Archiv für Anat., Physiol. und wissenschaftliche Medizin* 1867, p. 688.

(2) TH. W. ENGELMANN. — *Archiv für Physiologie*, II, 1869, p. 344.

de fermeture, qui normalement se produit à la cathode, peut réellement avoir son siège à l'anode dans certaines conditions pathologiques ? Le fait pourrait paraître acceptable si l'on admettait que, sur le muscle normal, l'excitation de fermeture à l'anode existe, mais plus faible que l'excitation cathodique et n'apparaissant qu'à des intensités plus élevées : une simple variation quantitative, une augmentation de l'effet de cette fermeture anodique serait chose acceptable. De fait, certains auteurs (1) ont admis, sous l'impulsion des idées de Bottazzi, qu'il y avait à distinguer, dans le muscle, le sarcoplasme et les fibrilles qui seraient antagonistes au point de vue de leurs réactions galvaniques, le premier étant excité par la fermeture anodique et les secondes par la fermeture cathodique. Ainsi les muscles lisses, riches en sarcoplasme, présenteraient fréquemment une réaction inverse de celle des muscles striés. Or ces derniers, en état de dégénérescence, perdent leur striation et reviennent à un état peu différencié, ce qui expliquerait l'apparition d'une formule d'excitation inverse de la normale.

Pour ingénieuse que soit cette explication, il ne me semble pas qu'elle s'impose de façon impérative et l'hypothèse de deux substances à réactions antagonistes me semble une complication injustifiée. D'abord, il n'est nullement démontré que le protoplasme indifférencié soit excité à l'anode par la fermeture du courant. Les renseignements fournis par l'excitation galvanique des Protistes ne sont pas concordants (2) et j'ai écarté leur étude de cet exposé, parce qu'il faudrait pour les discuter s'engager dans l'examen de questions très différentes de notre sujet, telles que la cataphorèse et le galvanotropisme. En second lieu, rien ne nous a montré, même dans l'excitation du muscle lisse, riche en sarcoplasme, qu'il se produise véritablement une excitation, à la fermeture, de quelque substance que

(1) G. GUERRINI. — *Lo Sperimentale*, 1906.

J. JOTEYKO. — *Bull. Acad. Roy. de Médecine de Belgique*, 26 décembre 1903.

(2) KÜHNE. — *Untersuchungen über das Protoplasma und die Contractilität*, 1864.

M. VERWORN. — *Pflüger's Archiv*, XLV, 1889, p. 1, et XLVI, 1890, p. 267.

F. W. BANCROFT. — *Pflüger's Archiv*, CVII, 1905, p. 535 ; *Journ. of Physiol.*, XXXIV, 1906, p. 444.

ce soit au niveau de l'anode physiologique. Enfin, si l'apparence d'inversion fréquemment observée sur les muscles lisses était réellement due à l'excitation sarcoplasmique, on concevrait mal que ce phénomène soit tellement dépendant de la position et de l'étendue des électrodes. D'ailleurs, il n'est pas difficile d'entrevoir d'autres explications qui font simplement appel à des variations quantitatives de l'excitabilité d'une seule et même substance et qui peuvent, dans une certaine mesure, s'appuyer sur des faits expérimentaux anciennement acquis. Il importe avant tout de ne pas perdre de vue que les fibres musculaires possèdent chacune deux électrodes physiologiques et que, même dans la région voisine de l'anode instrumentale, il existe des cathodes accessoires. Que l'excitabilité diminue plus fortement vers l'électrode instrumentale négative que vers la positive, et il se peut que la contraction apparaisse au niveau de ces cathodes accessoires de la région anodique avant d'apparaître du côté de la cathode instrumentale. Le lecteur a vu, dans l'exposé historique, qu'en lésant l'extrémité d'un sartorius ou en diminuant son excitabilité par la fatigue, la contraction à la fermeture du courant, si la cathode est sur la partie lésée ou fatiguée et l'anode sur la partie normale, se manifeste beaucoup plus fortement dans la moitié anodique que dans la cathodique. C'est là un exemple très clair d'une *inversion apparente simplement causée par une diminution locale de l'excitabilité*.

Il est vraisemblable que, dans bien des cas, le vieillissement ou la dégénérescence du muscle ne se produisent pas également vite en tous les points. Tel paraît bien être le cas des expériences récentes de Reiss (1).

Cet auteur admet que l'excitation de fermeture peut se produire aussi bien à l'anode qu'à la cathode, mais que normalement cette seconde électrode est la plus active. Mais il soutient qu'il peut se produire une inversion dans l'activité des deux pôles par une modification chimique de la substance excitable. Cette hypothèse s'appuie sur les observations suivantes. On excite un muscle, curarisé ou non, par une élec-

(1) E. REISS. — *Die electrische Entartungsreaktion*, Berlin, J. Springer, 1911, p. 19-36.

trode punctiforme et par une électrode diffuse; en immergeant la préparation dans des solutions de divers sels, on constate souvent, au bout d'un certain temps, que la secousse de fermeture est devenue plus forte avec l'anode différenciée qu'avec la cathode. Ce résultat ne pourrait dépendre, d'après l'auteur, d'une inégale excitabilité des différentes parties du muscle, car l'inversion subsiste quelle que soit la position de l'électrode différenciée à la surface de celui-ci. Pareille conception me semble tout à fait injustifiée et je suis, au contraire, très disposé à voir dans les expériences de Reiss une confirmation de l'hypothèse de l'inversion par inégale excitabilité des diverses régions de la masse musculaire. En effet, nous avons admis jusqu'ici, et avec la plus grande vraisemblance, qu'il existe au niveau de l'électrode différenciée des électrodes physiologiques accessoires du signe contraire, situées dans la profondeur du muscle. Par conséquent, en plongeant la préparation dans une solution diminuant l'excitabilité, c'est la région de l'électrode physiologique superficielle (correspondant à l'électrode différenciée) qui sera atteinte la première, alors qu'au niveau de l'électrode accessoire, profonde, l'excitabilité peut rester normale. Donc, quand l'électrode différenciée est négative, l'excitation de fermeture se produit dans une région hypoexcitable et son effet est très affaibli. Quand elle est positive, l'excitation a lieu à la cathode diffuse, profonde, c'est-à-dire dans une région restée relativement excitable, d'où la prédominance de F' sur F . Ce qui renforce encore cette manière de voir, c'est que ce sont précisément les sels supprimant très rapidement l'excitabilité (sels d'ammonium et de potassium) qui provoquent, dans ces conditions, l'inversion de la formule d'excitation; parfois, le phénomène se produit au bout de trois ou quatre minutes, et il semble complètement invraisemblable d'admettre que, dans un temps aussi court, la solution saline ait pu agir sur l'ensemble ou même seulement sur une part importante du tissu musculaire pour modifier sa composition chimique. Il est sûr, au contraire, que seules les parties très superficielles ont subi réellement l'action considérée. Les conditions réalisées sont donc optima pour créer des différences d'excitabilité, et, grâce à

ces dernières, une apparente inversion de la loi polaire d'excitation.

Enfin, il importe encore de remarquer, dans les conclusions de ce chapitre, que même si les modifications de l'excitabilité ont une égale intensité dans toute l'étendue de la masse musculaire, il est encore possible de comprendre le mécanisme des inversions par vieillissement ou dégénérescence, sans admettre que la loi de Pflüger se trouve en défaut.

Nous avons vu qu'il faut considérer, dans l'excitation musculaire, à la fois des actions excitatrices et des actions inhibitrices, symétriques l'une de l'autre. Les secondes sont surtout nettes sur les muscles lisses, mais ont été vues dans certains cas sur les muscles striés. Il n'est pas invraisemblable de supposer que la fatigue, la dégénérescence ne font pas varier dans le même sens l'aptitude du muscle à répondre aux variations excitantes du courant et celle de répondre aux variations inhibitrices. Considérons en particulier un muscle qui donne, à l'état frais, la réaction normale. S'il devient, en même temps que son excitabilité diminue, de plus en plus apte à répondre à des actions inhibitrices, il se peut que l'effet des anodes accessoires, existant toujours en plus ou moins grand nombre autour de la cathode instrumentale, suffise à bloquer et à circonscrire l'excitation qui, à la fermeture, prend naissance à la cathode; au contraire, autour de l'anode instrumentale, existent des cathodes accessoires à partir desquelles l'excitation de fermeture pourra toujours se propager librement vers les autres parties du muscle. Il faut peu de chose, une simple modification dans la distribution des lignes de force, pour obtenir, comme je l'ai montré sur le cœur de l'Escargot, l'un ou l'autre des deux effets, normal ou inverse: *il peut donc aussi suffire de très légères variations de l'excitabilité et de l'aptitude à répondre aux actions inhibitrices pour faire apparaître, par exemple dans la fatigue et le vieillissement, l'inversion apparente de la loi polaire.*

En résumé, en coordonnant toutes les données relatives à l'excitation galvanique du muscle normal, il n'est pas possible de trouver une preuve positive, même une probabilité, de l'existence d'une excitation de fermeture à l'anode physiologique, ou d'ouver-

ture à la cathode. Le muscle normal semble obéir, absolument comme le nerf, à la loi d'excitation de Pflüger. Dans ces conditions, il est bien hasardeux d'admettre, pour le muscle pathologique, une manifestation aussi surprenante qu'une inversion véritable de la loi polaire, d'autant que les inversions apparentes constatées dans ce cas peuvent s'expliquer par des considérations n'atténuant en rien la généralité des conceptions de Pflüger.

CHAPITRE V

CONTRIBUTION A L'ÉTUDE COMPARATIVE DES EXCITATIONS CATHODIQUE ET ANODIQUE

Le fait essentiel qu'il faut retenir de tout l'exposé précédent est que l'excitation de fermeture se produit toujours au niveau de l'électrode négative, celle d'ouverture au niveau de l'électrode positive, qu'il s'agisse, semble-t-il, de préparations normales ou pathologiques.

Cette simple constatation permet déjà, au point de vue théorique, d'aboutir à une conclusion intéressante. On sait que Nernst (1) a posé en principe que l'excitation électrique a pour cause une polarisation de la fibre nerveuse ou musculaire, polarisation s'effectuant au niveau de membranes partiellement hémiperméables, à l'entrée du courant dans la fibre nerveuse et à sa sortie. C'est seulement au niveau de telles membranes perméables à certains ions, imperméables à d'autres, qu'il peut se produire, au sein du conducteur électrolytique, une variation de la concentration saline (Nernst) ou ionique (Ostwald), la diffusion intervenant d'ailleurs aussitôt en sens inverse. L'excitation se produirait au moment où la variation de concentration à la membrane atteindrait une valeur déterminée. Cette hypothèse s'est trouvée être très féconde et Lapicque (2) a montré qu'à condition d'introduire dans l'énoncé primitif certaines corrections, elle rendait parfaitement

(1) NERNST. — *Pflüger's Archiv*, CXXII, 1908, p. 275.

(2) L. LAPICQUE. — *Acad. des sciences*, 18 mai 1908; *Journ. de Physiol. et Pathol. gén.*, juillet 1908, et novembre 1909, p. 1046.

compte des faits expérimentaux, au moins de ceux relatifs à l'excitation de fermeture.

Or, à partir de la fermeture du courant, les ions chargés négativement se dirigent vers l'anode, les ions chargés positivement vers la cathode. Au niveau de l'électrode positive, les variations de concentration ionique à la membrane ne peuvent donc consister qu'en une augmentation de la concentration des ions négatifs et en une diminution de celle des ions positifs. Inversement, à la cathode, la concentration des ions positifs augmente, celle des négatifs diminue. L'excitation de fermeture, se produisant toujours à la cathode, ne peut dépendre que des variations de concentration correspondantes, c'est-à-dire de l'augmentation des ions positifs ou de la diminution des négatifs, et nullement des variations inverses (1).

À l'ouverture du courant, que la diffusion agisse seule pour faire disparaître les variations en question, ou qu'il se produise, conformément à l'idée de Cremer (2), une fermeture d'un courant de polarisation dans la fibre nerveuse considérée comme un conducteur à noyau, ce sont toujours, pour chaque pôle, les variations inverses de celles apparues à la fermeture qui vont s'accomplir. La secousse d'ouverture, ayant toujours pour point de départ l'anode, ne peut être reliée qu'aux modifications qui s'effectuent à ce niveau, c'est-à-dire à la diminution de la concentration des ions négatifs, ou à l'augmentation de celle des ions positifs — c'est-à-dire précisément aux mêmes variations que celles rattachées à l'excitation de fermeture. C'est donc à elles, dans tous les cas, qu'on peut relier le processus d'excitation, et non aux variations inverses (3).

Ayant rappelé cette homologie dans la cause possible des excitations de fermeture et d'ouverture, je consacrerai ce dernier chapitre à l'examen comparatif de ces deux manifestations polaires, en me plaçant sur le terrain purement expérimental, en dehors de toute considération théorique, et en limitant exclusivement mon étude à la relation qui existe entre l'intensité liminaire et la durée de l'excitation dans chacun

(1) H. CARDOT et H. LAUGIER. — *Acad. des sciences*, CLIV, 1912, p. 375 ; *Journ. de Physiol. et de Pathol. gén.*, mai 1912.

(2) M. CREMER. — *Zeitschrift für Biologie*, L.

(3) H. CARDOT et H. LAUGIER. — *Soc. de biologie*, 30 mars 1912.

des deux cas, fermeture et ouverture du courant galvanique.

Pour l'excitation de fermeture, je me bornerai à exposer chemin faisant, parmi les faits établis, ceux qu'il est nécessaire de connaître pour pouvoir établir la comparaison entre les deux lois obtenues pour la fermeture et pour l'ouverture.

Engelmann (1) est le premier à avoir apporté quelques précisions relativement à l'influence de l'intensité, de la durée du passage du courant, de sa pente au point de vue de l'obtention de la secousse d'ouverture, par des expériences faites sur les fibres musculaires lisses de l'uretère. En ce qui concerne la pente du courant, on retrouve dans mes expériences sur le cœur des Mollusques le fait qu'il avait signalé, à savoir qu'on peut, en remplaçant l'ouverture brusque du courant par une décroissance suffisamment lente et progressive de l'intensité, n'obtenir plus aucune excitation d'ouverture, tout comme un courant très lentement croissant restait inefficace au point de vue de l'excitation de fermeture. C'est précisément cette particularité qui m'a, en effet, servi à séparer les effets excitateur et inhibiteur symétriques présentés par le cœur des Mollusques.

Il paraît intéressant, au point de vue des explications théoriques qui pourront être fournies dans la suite relativement à l'excitation d'ouverture, de rechercher la relation quantitative qui lie la durée de passage t d'un courant rectangulaire et l'intensité liminaire i nécessaire pour attendre le seuil de la secousse d'ouverture.

C'est à ce point de vue qu'il nous a été possible d'apporter des documents expérimentaux complètement nouveaux (2). Déjà en 1908, Cluzet (3) avait pu, il est vrai, en s'adressant à des préparations donnant par vieillissement le seuil d'ouverture avant celui de fermeture, étudier une partie de la relation en question; mais la partie correspondant aux durées de passage très courtes était restée complètement inaccessible à toute détermination. En effet, pour les temps courts, le seuil

(1) T. W. ENGELMANN. — *Pflüger's Archiv*, III, 1870.

(2) CARDOT et LAUGIER. — *Soc. de biologie*, 40 février 1912; *Journ. de Physiol. et de Pathol. gén.*, mars 1912.

(3) J. CLUZET. — *Soc. de biologie*, 48 janvier 1908; *Journ. de Physiol. et de Pathol. gén.*, 1908.

de fermeture se retrouvait avant celui d'ouverture, et comme, pour ces excitations brèves, il n'est plus possible de distinguer et de séparer les deux secousses, la détermination ne pouvait être faite que pour celle qui se manifeste pour les plus faibles intensités, c'est-à-dire la secousse de fermeture.

Au contraire, il nous a été possible d'éliminer complètement cette dernière, en utilisant le procédé d'excitation du nerf par une section thermique, qui réalise, comme je l'ai exposé plus haut, **une excitation strictement monopolaire**.

Un autre procédé, qui a été parfois utilisé dans nos expériences, consiste à soumettre le nerf, pendant un temps assez long, à un fort courant électrotonisant; on reprend ensuite, pour l'excitation, les électrodes qui ont servi à faire passer le courant polarisant. C'est ainsi qu'en faisant passer au travers d'une préparation neuro-musculaire un fort courant polarisant, pendant une dizaine de minutes, avec l'anode posée sur le nerf et la cathode au muscle, on constate, après la rupture du circuit électrotonisant, et en reprenant pour l'excitation les mêmes électrodes que précédemment, l'anode étant encore sur le nerf et la cathode au muscle, que le seuil d'ouverture est relativement très bas par rapport au seuil de fermeture: ce dernier peut même être en dehors de la zone des intensités habituellement utilisées. Nous n'avons pas, en général, donné la préférence à ce deuxième procédé, pour la raison que les modifications électrotoniques disparaissent plus ou moins rapidement après cessation du courant polarisant: le seuil d'ouverture remonte un peu, et surtout celui de fermeture redescend vite; aussi ne dispose-t-on, en général, que d'un temps trop court pour pouvoir établir une loi expérimentale.

Technique. — La préparation, sciatique et gastrocnémien de grenouille, est mise au contact de deux électrodes impolarisables Ag, AgCl, solution physiologique: l'une est posée sur le nerf, sur le tronçon mortifié s'il s'agit du cas de la section thermique; l'autre touche la masse musculaire. Le nerf est mis à l'abri de la dessiccation dans une petite chambre en paraffine; le muscle est posé sur un socle en paraffine. On prend soin, pour une raison qui sera développée dans un instant, qu'il ne puisse s'établir aucune communication électrolytique

entre les deux régions des électrodes, sauf par le tissu excité.

Le circuit d'excitation est disposé comme l'indique la fig. 43. La force électromotrice est réunie à un réducteur de potentiel

qui permet de la fractionner par centièmes. On peut disposer ainsi d'une échelle de voltage de 0 à 10 volts. — La fermeture du courant dans la préparation est obtenue par l'ouverture d'un contact placé sur un conducteur métallique *c* court-circuitant les deux électrodes ; l'ouverture

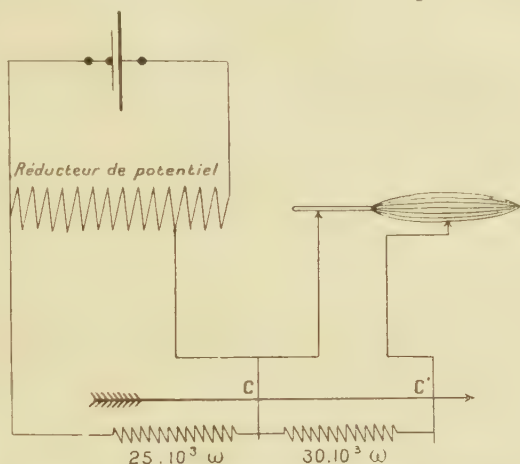


Fig. 43. — Dispositif expérimental pour l'étude de l'excitation d'ouverture.

du courant s'effectue par la rupture d'un deuxième conducteur *c'*, qui fait partie du circuit d'excitation. On voit qu'à ce moment les électrodes ne sont plus reliées l'une à l'autre que par la préparation.

Voici quelle est l'importance de ce dispositif. Pendant le passage du courant, il se produit une polarisation des tissus, de sorte qu'à l'ouverture on peut avoir non pas de simples phénomènes de diffusion, mais une décharge de polarisation. Depuis longtemps, le rôle de ce facteur a été pressenti, et beaucoup d'auteurs, parmi lesquels Matteucci (1), Grützner (2), Tigersted (3) ont ramené, d'une façon peut-être trop exclusive, l'excitation d'ouverture à une excitation par fermeture d'un courant de polarisation. L'influence de cette polarisation des tissus apparaît effectivement d'une façon très nette, quand il existe, entre les régions anélectrotonisées et catélectrotonisées, des communications permettant la fermeture du courant de polarisation, lors de l'ouverture du circuit d'excitation. Dans

(1) CH. MATTEUCCI. — *Acad. des sciences*, LXV, 1867, p. 151.

(2) P. GRÜTZNER. — *Pflüger's Archiv*, XXXII, p. 357.

(3) R. TIGERSTEDT. — *Bihang Till. k. Svenska Vet.-Akad. Handlingar*, VII.

de telles conditions, en faisant sur l'homme de l'excitation monopolaire, E. Huet (1) a signalé l'abaissement des deux seuils d'ouverture par rapport aux seuils de fermeture. Le même fait se retrouve facilement sur une préparation neuromusculaire de grenouille, quand on fait usage d'un dispositif tel qu'après ouverture du courant les deux électrodes restent shuntées par une résistance non très considérable. Au contraire, si les électrodes ne sont, à l'ouverture, reliées l'une à l'autre que par le segment de nerf ou de muscle qu'elles interceptent, le rôle joué par la fermeture d'un courant de polarisation apparaît plus incertain. Toutefois, dans ce dernier cas, M. Crémér (2) a repris récemment l'idée de Grützner et de Tigerstedt et l'a explicitée d'une façon purement théorique, en envisageant la fibre nerveuse comme un conducteur à noyau.

De nouvelles expériences pourront seules permettre de confirmer ou d'infirmer la théorie de Crémér, et de déterminer quelle part revient véritablement aux phénomènes de diffusion pure et simple, et quelle aux fermetures de courants de polarisation à l'intérieur du tissu excité. Dans tous les cas, il est très important pour étudier la loi de l'excitation d'ouverture, de rendre impossible la fermeture de tels courants en dehors du tissu, au travers de conducteurs du premier ou du second ordre réunissant les deux électrodes.

Les déterminations sont faites de la façon suivante. Il s'agit d'abord de déterminer le seuil d'ouverture pour les durées de passage longues. A cet effet, on rompt le conducteur c' un temps suffisant après la rupture de c pour que l'on puisse considérer comme atteint le plus bas voltage limite; autrement dit, pour que tout passage plus long ne donne pas un seuil inférieur à celui déterminé. D'autre part, pour obtenir des ondes rectangulaires de durée variable et connue, il suffit de pouvoir régler le temps séparant la rupture des conducteurs c et c' ; à cet effet, il est fait usage du pendule de Keith Lucas (3). Dans ce dispositif, l'ouverture des contacts placés sur les conducteurs c et c' est effectuée par le jeu d'un balancier rapide qui vient frapper et

(1) E. HUET. — *Bull. Soc. française d'Electrothérapie*, novembre 1893.

(2) M. CRÉMÉR. — *Zeitschrift für Biologie*, L.

(3) K. LUCAS. — *Journ. of Physiology*, XXXVII, 1908, p. 459.

ouvrir le deuxième au bout d'un temps déterminé et réglable après avoir ouvert le premier. Ce temps est réglé par l'écartement des deux contacts; connaissant la vitesse de déplacement du balancier, et la distance qui sépare c et c' , on a immédiatement la durée de passage du courant. Ce dispositif permet de faire usage de courants d'une durée variant d'un centième à trois millièmes de seconde environ. Pour les temps plus courts, il est nécessaire d'utiliser le rhéotome de G. Weiss (1), dans lequel les deux conducteurs c et c' sont des fils de cuivre fin, coupés l'un après l'autre par une même balle de pistolet, de vitesse bien connue. On règle encore la durée du passage par l'écartement de c et de c' .

Naturellement, toutes ces expériences doivent être faites sur des préparations donnant, pour n'importe quelle excitation efficace, la loi des courants forts de Pflüger, même pour les temps très courts. Comme on l'a vu plus haut, ceci est réalisé en rapprochant suffisamment l'électrode inférieure de la section thermique (p. 110). En mettant la cathode sur la région mortifiée du nerf et l'anode au muscle ou sur le segment nerveux sain, toute excitation de fermeture est alors inefficace, et il ne peut plus y avoir de réponse qu'à l'ouverture.

Pour chaque durée on détermine donc, en se plaçant dans les conditions indiquées, l'intensité liminaire pour les temps longs (3 secondes), ou, comme la résistance reste constante, le voltage liminaire. On recherche ensuite le voltage liminaire pour des durées de passage successivement décroissantes. A la fin de l'expérience, on doit prendre soin de vérifier que l'excitabilité du tissu n'a pas varié : à cet effet, on constate que, pour les temps longs, l'excitation de fermeture reste toujours inefficace quelle que soit l'intensité, et que le seuil d'ouverture pour ces temps longs n'a pas varié dans des proportions susceptibles d'altérer profondément la forme de la loi. A vrai dire, il est rare de ne pas observer au moins un faible déplacement de ce seuil. Parmi nos expériences, il en est pourtant un certain nombre où on peut le considérer comme pratiquement stable; nous pouvons avoir, par suite, toute

(1) G. WEISS. — *Arch. ital. de biologie*, XXXV, 1901.

sécurité au sujet de la forme de la loi expérimentale déterminée.

Dans les tableaux expérimentaux, la durée de passage t du courant est exprimée en $\sigma = 0\text{ sec. }001$, la hauteur du seuil en volts. On calcule le produit et qui représente la quantité à un facteur constant près. Dans toutes les déterminations la résistance est égale à 55000 ω , plus celle des électrodes et de la préparation.

Ceci posé, examinons les résultats expérimentaux obtenus.

Résultats. — Expérience du 7 octobre 1911 (fig. 44). — Sciatique et gastrocnémien de *Rana temporaria*. Electrode positive sur le

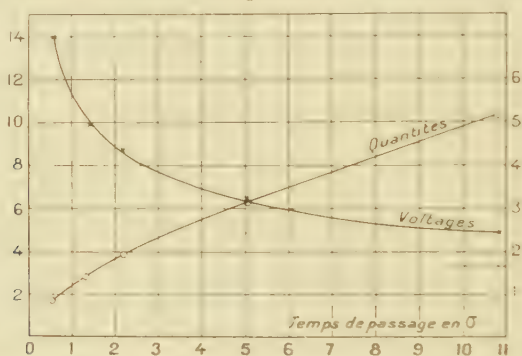


Fig. 44. — Excitation d'ouverture : courbes des voltages et des quantités en fonction de la durée de passage.

nerf; électrode négative au muscle. Après passage d'un fort courant descendant (10 volts fermés sur un circuit comprenant 55000 ω et la résistance du tissu et des électrodes) pendant 10 minutes, la préparation ne donne plus que l'excitation d'ouverture, en prenant toujours comme anode l'électrode posée sur le nerf.

t (en σ).	(en volts).	et
3 000	0,32	"
5	0,64	3,20
3 000	0,34	"
1,4	0,99	1,39
3 000	0,33	"
10,8	0,49	5,29
3 000	0,35	"
2,2	0,87	1,91
3 000	0,35	"
0,6	1,40	0,84

Expérience du 24 octobre 1911 (fig. 45). — Sciatique et gastrocnémien de *Rana esculenta*; l'extrémité centrale du nerf est traitée par l'huile à 60°. D'après ce qui a été dit plus haut, on sait qu'en posant l'anode sur le segment mortifié et la cathode au muscle, on trouve

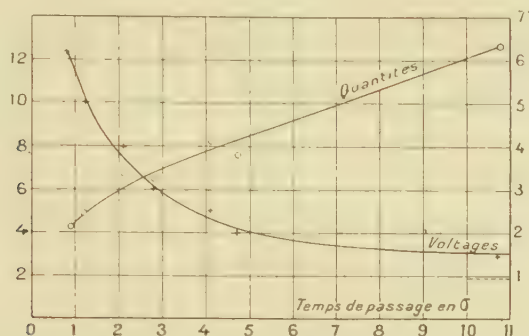


Fig. 45. — Excitation d'ouverture : courbes des voltages et des quantités en fonction de la durée du passage.

uniquement une excitation de fermeture. On peut donc déterminer pour la fermeture le paramètre chronologique, en cherchant au rhéotome balistique la durée de l'onde rectangulaire donnant le seuil avec un voltage double du voltage rhéobasique; on trouve ici $0^{\circ},4$, c'est-à-dire une valeur tout à fait normale. Dans le sens inverse du courant, avec la cathode sur le segment mortifié et l'anode au muscle, on vérifie qu'il n'y a que l'excitation d'ouverture, et on fait, dans ces conditions, les déterminations suivantes :

t (en σ).	r (en volts).	rl
3 000	0,38	,
10,7	0,60	6,42
4,7	0,80	3,76
4,1	1,00	4,10
2,7	1,20	3,24
2,1	1,60	3,36
1,22	2,00	2,44
0,9	2,40	2,16
3 000	0,46	"

Expérience du 9 novembre 1911 (Fig. 46). — Sciatique et gastrocnémien de *Rana esculenta*. $t = 19^{\circ}5$. Mêmes conditions et même technique. — Chronaxie de fermeture déterminée comme ci-dessus: $0^{\circ},3$.

t (en s.)	r (en volts).	Q
3 000	1,90	172
86	2,00	405
30	2,10	61,7
28,7	2,15	41,2
17,9	2,30	29,9
12,2	2,45	23,6
8,6	2,75	22,0
7,2	3,05	17,7
5,0	3,55	15,1
3,6	4,20	11,0
2,0	5,50	7,5
1,0	7,50	5,0
0,5	9,95	
3 000	1,90	

A la fin de l'expérience, on s'assure que pour $r = 9,95$ et pour t très

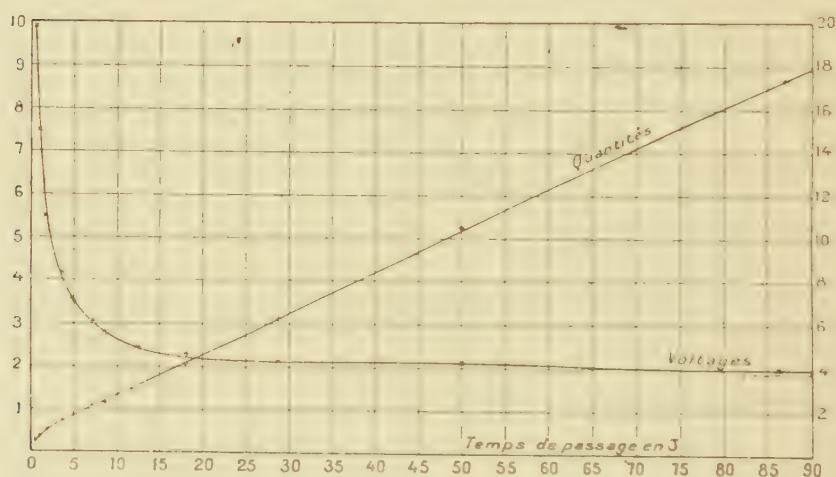


Fig. 46. — Excitation d'ouverture : courbes des voltages et des quantités en fonction de la durée du passage.

long, le muscle donne seulement une secousse d'ouverture, et pas de réponse à la fermeture.

Comparaison des lois de fermeture et d'ouverture. — La première approximation de la relation qui existe entre l'intensité et la durée de passage du courant a été donnée par Weiss (1)

(1) G. WEISS. — *Archives italiennes*, 1901.

dans le cas d'ondes rectangulaires. Cet auteur est arrivé à la formule

$$i = \frac{a}{t} + b$$

dont la courbe représentative est une hyperbole équilatère, et qui donne immédiatement, pour l'expression de la quantité en fonction du temps, l'expression linéaire

$$Q = a + bt.$$

En opérant avec des décharges de condensateurs, Hoorweg (1) est arrivé également à une relation identique à la précédente.

Mais cette loi n'est qu'approchée et les travaux de L. et M. Lapicque ont montré que la courbe expérimentale relative à l'intensité passe en dessous de l'hyperbole équilatère pour les temps très courts, et passe au contraire au-dessus pour les temps longs, ce qui revient à dire que la rhéobase qui a été définie par ailleurs a toujours une valeur nettement supérieure à b . Autrement dit encore, si l'on considère la courbe des quantités en fonction des durées de passage, la courbe expérimentale s'infléchit pour les temps courts au-dessous de la droite $Q = a + bt$, présentant ainsi un arc à concavité tournée vers les ordonnées négatives (2). Cette inflexion apparaît bien sur les tissus lents, tandis que sur des tissus rapides, comme le sciatique et le gastrocnémien de grenouille, elle passe imperçue, à moins de refroidir la préparation. Au contraire, l'erreur systématique de la formule de Weiss pour les temps longs apparaît facilement sur les tissus rapides, et se traduit, au point de vue de la courbe des quantités, par un relèvement de la courbe expérimentale au-dessus de la droite $Q = a + bt$.

Si l'on compare ces données aux résultats qui viennent d'être acquis pour l'excitation d'ouverture, on constate entre les deux

(1) HOORWEG. — Voir *Archives de Physiologie*, 1898, p. 269.

(2) M. et L. LAPICQUE. — *Acad. des sciences*, 15 juin 1903 ; *Journ. de Physiol. et de Pathol. gén.*, septembre et novembre 1903 ; *Soc. de biologie*, 4 avril 1903 et 8 avril 1905.

M. LAPICQUE. — *Thèse Sciences*, Paris, 1905.

courbes expérimentales une étroite analogie. En particulier, on se rend compte que la relation entre la quantité et la durée du passage est représentée graphiquement par une droite pour des durées supérieures à 4° . Au-dessus de ce temps, la loi expérimentale se trouve donc exprimée par une relation linéaire $Q = a' + b't$, tout comme la loi de fermeture est exprimée par la formule de Weiss-Hoorweg.

En revanche, pour les valeurs de t inférieures à 4° , les points expérimentaux se placent nettement en dessous de la droite en question et dessinent une courbe à concavité tournée vers les ordonnées négatives. On trouve donc, pour la loi d'ouverture, le même écart systématique par rapport à la loi linéaire que celui présenté par la loi de fermeture vis-à-vis de la formule linéaire de Weiss-Hoorweg. Il y a toutefois une différence : c'est que cet écart apparaît pour des temps beaucoup moins courts quand il s'agit de l'ouverture que quand il s'agit de la fermeture.

D'autre part, en se plaçant dans la région où la courbe expérimentale des quantités est confondue avec une droite, il est possible de déterminer le rapport $\frac{a}{L}$, qui représentera ici un paramètre chronologique comme celui qui a été défini pour l'excitation de fermeture. Ce paramètre peut aussi se mesurer directement en cherchant la durée d'un passage de courant rectangulaire donnant le seuil d'ouverture avec un voltage double du voltage limite pour les passages très longs. Ce paramètre, déterminé dans un très grand nombre de cas sur des sciatiques de *Rana esculenta*, s'est constamment montré compris entre 3° et 6° . On se rend compte immédiatement qu'il est environ dix fois plus grand que le paramètre chronologique [chronaxie] déterminé pour la fermeture.

Relativement aux excitations de longues durées, il apparaît, d'après les chiffres expérimentaux, que le voltage diminue encore pour des passages déjà très longs du courant (supérieurs à 80° dans l'expérience du 9 novembre).

En résumé : *la relation entre la quantité d'électricité et la durée du passage pour l'obtention de la secousse d'ouverture a la même forme que celle déterminée pour l'excitation de fermeture. Elle se*

confond comme celle-ci pour les temps moyens avec une loi linéaire de la forme $Q = a + bt$ et présente pour les temps courts le même écart systématique vis-à-vis de cette formule.

Par contre, il apparaît une forte différence au point de vue chronologique; autrement dit, la loi d'ouverture déterminée sur un tissu donné est d'une forme comparable à celle de la loi de fermeture déterminée, non pas sur la même préparation, mais sur un tissu environ dix fois plus lent.

RÉSUMÉ

I. — Par des variations localisées de l'excitabilité au niveau de l'une ou de l'autre des électrodes et la détermination des paramètres de l'excitabilité, rhéobase et chronaxie, dans les deux sens du courant, il est possible de déterminer à quel niveau du tronc nerveux prend naissance l'excitation. On constate ainsi que, même dans l'emploi de la méthode unipolaire, l'excitation de fermeture est toujours cathodique, celle d'ouverture toujours anodique, que l'électrode différenciée soit positive ou négative. Il n'y a donc jamais d'excitation de fermeture à l'anode, d'excitation d'ouverture à la cathode.

C'est la confirmation intégrale des conceptions de Pflüger et l'infirmité des idées généralement acceptées en France depuis les travaux de Chauveau.

II. — Il n'y a entre l'excitation bipolaire et l'excitation monopolaire qu'une différence quantitative et non qualitative. Elle est relative à la très faible densité du courant à l'une des électrodes (vis-à-vis de sa densité à l'autre) et entraîne l'élévation des seuils pour les deux excitations qui se produisent à ce niveau. Cette simple considération de densité explique entière-

ment l'ordre d'apparition des secousses en excitation monopolaire. Ce dernier procédé d'excitation n'a donc pas, au point de vue théorique, l'intérêt qu'on lui attribue souvent, car il ne permet en aucune façon de définir, pour un tissu déterminé, une excitabilité vis-à-vis du pôle négatif, et une excitabilité vis-à-vis du positif, pour une seule et même variation du courant (fermeture ou ouverture).

III. — L'étude de divers cas d'inversion de la loi polaire de Pflüger sur le nerf ne permet pas de conclure à une inversion réelle des actions polaires. Il semble, au contraire, que l'excitation de fermeture reste toujours cathodique, celle d'ouverture toujours anodique, même dans les cas pathologiques, et que l'inversion dans l'ordre normal d'apparition des secousses relève uniquement d'une différence d'excitabilité entre les deux électrodes physiologiques.

IV. — On peut, dans un très grand nombre de cas, trouver la preuve formelle que la loi de Pflüger est applicable à la fibre musculaire. Les inversions signalées sur des muscles lisses normaux sont plus apparentes que réelles et peuvent s'expliquer par la considération de pôles accessoires et par l'interférence d'effets inhibiteurs et excitateurs. Sur le muscle pathologique, les cas d'inversion doivent relever, comme pour le nerf, d'une différence d'excitabilité entre les régions des deux électrodes physiologiques : il se peut aussi qu'au cours de la dégénérescence, le muscle devienne, plus qu'à l'ordinaire, apte à répondre aux effets inhibiteurs du courant, dont la symétrie par rapport aux effets excitateurs a été mise en évidence.

V. — Jusqu'à preuve formelle du contraire, il convient d'admettre la généralité de la loi d'excitation de Pflüger, tant pour les tissus normaux que pour les tissus pathologiques. Dès lors, l'excitation se produisant, à la fermeture du courant, toujours à la cathode, et à l'ouverture, toujours à l'anode, elle peut se relier, dans tous les cas, à la diminution de la concentration des ions négatifs et à l'augmentation de celle des ions positifs, et nullement aux variations inverses.

La comparaison des deux excitations de fermeture et d'ouverture, limitée à la relation qui lie la durée de passage du courant et l'intensité liminaire, montre une similitude remar-

quable. C'est ainsi que, dans les deux cas, la loi expérimentale se confond avec la relation hyperbolique

$$i = \frac{a}{t} + b;$$

mais présente pour les temps courts un écart systématique.

Par contre, il apparaît une forte divergence, au point de vue chronologique, entre l'excitation de fermeture et celle d'ouverture.

TABLE DES MATIÈRES

	Pages.
INTRODUCTION.....	1
CHAPITRE I. — <i>Localisation des excitations sur le nerf normal</i>	3
Position de la question.....	3
Excitation de fermeture.....	12
Excitation d'ouverture.....	37
Conclusions.....	42
CHAPITRE II. — <i>Comparaison des excitations bipolaire et monopolaire</i>	43
Localisation précise de l'électrode physiologique diffuse.....	44
Loi des secousses en excitation monopolaire.....	51
Chronaxie en excitation bipolaire et monopolaire... ..	58
Conclusions.....	83
CHAPITRE III. — <i>Inversion de la loi polaire dans l'excitation du nerf</i>	84
Exposé historique et critique.....	84
Inversion par section thermique du nerf.....	98
Inversion par action localisée de CO ²	121
Discussion de quelques cas d'inversion.....	125
Conclusions.....	131
CHAPITRE IV. — <i>Excitation du muscle</i>	133
Exposé historique.....	133
Excitation du cœur des Gastéropodes Pulmonés....	152
Excitation des rétracteurs céphaliques de Limax....	170
Excitation de la sole pédieuse de l'Escargot.....	171
Conclusions.....	173
CHAPITRE V. — <i>Étude comparative des excitations cathodique et anodique</i> ..	179
RÉSUMÉ.....	191

DEUXIÈME THÈSE

PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ

- 1° GÉOLOGIE. — Histoire géologique de l'Ardenne.
2° BOTANIQUE. — L'Aposporie chez les Bryophytes.

Vu et approuvé : Paris, le 23 juillet 1912.

Le Doyen de la Faculté des Sciences,

PAUL APPELL.

Vu et permis d'imprimer.

Le Vice-Recteur de l'Académie de Paris

L. LIARD.

